Série A, n° 116
N° d'ordre
653

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

J.-Paul LACHMANN

Chargé d'un cours complémentaire à la Faculté des sciences,
Aide-naturaliste au Jardin botanique de Lyon.

1re THÈSE. — Contributions a l'histoire naturelle de la racine des Fougères.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 7 Nov. 1889 **devant la Commission d'examen**

MM. HÉBERT. . . . . *Président.*
Y. DELAGE . . . . } *Examinateurs.*
BONNIER . . . . }

LYON
ASSOCIATION TYPOGRAPHIQUE
F. PLAN, RUE DE LA BARRE, 12

1889

Série A, n° 116
N° D'ORDRE
653

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

J.-Paul LACHMANN

Chargé d'un cours complémentaire à la Faculté des sciences,
Aide-naturaliste au Jardin botanique de Lyon.

1re THÈSE. — CONTRIBUTIONS A L'HISTOIRE NATURELLE DE LA RACINE DES FOUGÈRES.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 7 Nov. 1889 devant la Commission d'examen

MM. HÉBERT. . . . . *Président.*
Y. DELAGE . . . . }
BONNIER . . . . } *Examinateurs.*

LYON
ASSOCIATION TYPOGRAPHIQUE
F. PLAN, RUE DE LA BARRE, 12

1889

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Doyen	HÉBERT, Professeur	Géologie.
Professeurs honoraires	PASTEUR.	
	DUCHARTRE	Botanique.
Professeurs	DE LACAZE-DUTHIERS	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	HERMITE	Algèbre supérieure.
	TROOST	Chimie.
	FRIEDEL	Chimie organique.
	OSSIAN-BONNET	Astronomie.
	DARBOUX	Géomét. supérieure.
	TISSERAND	Astronomie.
	LIPPMANN	Physique.
	HAUTEFEUILLE	Minéralogie.
	BOUTY	Physique.
	APPELL	Mécaniq. rationnelle
	DUCLAUX	Chimie biologique.
	BOUSSINESCQ	Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD	Calcul différenciel et calcul intégral.
	POINCARÉ	Calcul des probabilités, Physiq. math.
	Y. DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	BONNIER	Botanique.
	DASTRE	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
Professeurs-adjoints	WOLF	Physique céleste.
	CHATIN	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	JOLY	Chimie.
Secrétaire	PHILIPPON.	

A MESSIEURS

L. GUIGNARD

PROFESSEUR A L'ÉCOLE DE PHARMACIE DE PARIS

R. GÉRARD

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE LYON

G. DUTAILLY

DÉPUTÉ DE LA HAUTE-MARNE

A. FAURE

PROFESSEUR A L'ÉCOLE VÉTÉRINAIRE DE LYON

Témoignage d'affection et de reconnaissance.

CONTRIBUTIONS A L'HISTOIRE NATURELLE

DE LA

RACINE DES FOUGÈRES

PAR

J.-Paul LACHMANN

Chargé d'un cours complémentaire à la Faculté des sciences,
Aide-naturaliste au Jardin botanique de Lyon.

AVANT-PROPOS

Au cours de quelques observations faites en vue d'étudier le mode de végétation des tiges souterraines en général, nous fûmes frappé de ne trouver que peu d'indications sur certains points de l'histoire des racines latérales des Fougères. Tandis que la structure parfaite et la croissance terminale de ces organes absorbaient toute l'attention, leur disposition sur la tige était négligée ou traitée seulement d'une manière incidente au milieu de recherches dirigées vers un tout autre but.

Nous essayerons de combler cette lacune en exposant dans ce travail une longue série de recherches faites au laboratoire de botanique de la Faculté des sciences et au Jardin botanique de la ville de Lyon.

Nous sommes heureux d'exprimer ici notre vive reconnaissance à tous ceux qui se sont intéressés à nos travaux et en particulier à MM. Guignard, Dutailly, Gérard, Cauvet et Faure, dont les conseils et les encouragements nous ont guidé et soutenu depuis le jour où nous avons entrepris ce travail.

INTRODUCTION

Beaucoup de Phanérogames qui produisent des racines latérales, ont leur tige aérienne ou souterraine complètement glabre ou garnie de poils fins et peu abondants. Leurs feuilles tantôt bien développées, tantôt réduites à l'état d'écailles (sur les rhizomes et les stolons), se détachent en général nettement de l'organe qui les porte et laissent alors la surface de celui-ci complètement à découvert. Aussi connaît-on depuis longtemps le lieu d'insertion des racines latérales de ces plantes. Beaucoup d'ouvrages descriptifs déjà anciens, publiés à une époque où l'on s'occupait principalement d'organographie, sont illustrés de magnifiques dessins montrant le départ des racines latérales ou adventives dans un grand nombre de végétaux phanérogames.

Toutefois, chez certains Palmiers et chez d'autres Monocotylédones, la base des feuilles demeure sur la tige sous la forme d'une gaîne plus ou moins embrassante. Mais, dans ces plantes, les racines latérales sont peu nombreuses et bien séparées (Palmiers, Pandanus), ou, lorsqu'elles sont nombreuses et rapprochées, elles se trouvent souvent localisées au voisinage des plus anciennes feuilles existantes (Liliacées à bulbe). L'étude de leur insertion est donc toujours, même dans ce cas, très facile.

Dans les Fougères, au contraire, la tige, qu'elle soit aérienne ou souterraine, se montre couverte d'une multitude de poils très denses dont la résistance à la désorganisation est souvent égale à celle du sclérenchyme imputrescible de ces plantes. Même, dans les espèces dont les feuilles assez écartées les unes des autres disparaissent à la longue en laissant sur la tige une cicatrice très nette (beaucoup de Cyathéacées et de Polypodiacées), la base des racines est masquée par ces poils qui cachent complètement la surface de la tige. Mais ce qui, le plus souvent

et plus que tout le reste, en rend l'étude difficile, c'est la persistance de la base des pétioles et le revêtement parfois très épais formé sur la tige par les racines et les radicelles. On comprend que, pour écarter ces obstacles avec les précautions indispensables en pareil cas, la patience ait manqué à la plupart des botanistes qui se sont occupés de l'anatomie des Fougères. Aussi trouve-t-on de nombreuses erreurs dans les travaux publiés jusqu'à présent sur ce sujet.

HISTORIQUE

Dans la première période de ce siècle, Sternberg (1) a émis une opinion fort singulière sur l'origine et l'insertion des racines des Fougères arborescentes. Il admettait que ces organes naissent par la croissance tardive des faisceaux pétiolaires visibles dans les cicatrices foliaires : ces faisceaux en s'allongeant, après la chute des feuilles, donneraient des racines.

Pour A.-P. de Candolle (2) « tous les points de la surface du rhizome paraissent doués de la faculté de produire des racines ; c'est ce qu'on voit très clairement dans les rhizomes des Fougères de nos climats ». Ce botaniste attribue, à plus forte raison, cette même faculté aux Fougères en arbre dont le tronc est recouvert de nombreuses racines.

Les indications de Hugo Mohl (3) pour être plus précises n'en sont pas plus exactes. Après avoir mentionné que le « faisceau » (cylindre central) de la racine tire son origine du cylindre ligneux de la tige même, il ajoute que « les racines s'échappent de tous les points de la tige, des pulvinules ou fossettes, des cicatrices foliaires, mais le plus souvent de la surface même de la tige ». Nous montre-

(1) *Essai d'un exposé géognostique bot. de la Flore du monde primitif.* Cahier IV, p. 51, 1825.
(2) *Organographie végétale*, t. I, p. 233.
(3) *De structurâ caudicis filicum arborearum* (1834).

rons que cette insertion directe de la racine sur le système conducteur « tubuleux » de la tige, est le cas le moins fréquent chez les Cyathéacées ; que jamais on ne trouve de racines implantées dans les fossettes et encore moins dans les cicatrices foliaires.

Karsten (1) a mieux étudié le départ de ces organes, mais il se borne à nous apprendre qu'il naissent en grand nombre sous chaque feuille, très près du sommet de la tige. Outre ces racines latérales régulières, qu'il appelait normales, il pensait qu'il peut *s'en former* d'autres en des points où la différenciation du cylindre ligneux de la tige est *achevée.* L'auteur se contente de signaler ces racines *véritablement adventives* dont il ne saurait, dit-il, indiquer les conditions d'origine et de développement. Nous n'avons jamais observé de productions de ce dernier genre dans aucune des nombreuses Fougères que nous avons examinées.

Vers la même époque, M. Trécul (2) prétend que dans l'*Aspidium Filix-mas* Sw. « le faisceau qui doit former le cylindre central de chaque racine n'est qu'une ramification d'un des faisceaux de la fronde. »

Wigand (3) semble admettre une opinion émise avant lui par Hanstein (4) quand il dit que « dans plusieurs Fougères, la racine qui correspond à chaque feuille, paraît prolonger directement cette feuille au-dessous de son insertion, mais que, parfois, elle forme un certain angle avec la feuille correspondante. »

De 1856 à 1861, Duval-Jouve (5) publia plusieurs

(1) *Die Vegetationsorgane der Palmen* (Abhandl. d. Königl., Akad. der Wissensch. zu Berlin, 1847).

(2) *Recherches sur l'origine des racines* (Ann. sc. nat., 3e série, t. V et VI, 1846).

(3) *Zur Entwickelungsgeschichte der Farrnkrauter* (Bot. Ztg., 1849).

(4) *Plantarum vascularium folia, caulis, radix, utrum organa sint origine distincta, an ejusdem organi diversae tantum partes* (Linnæa, t. XXI, 1848).

(5) *Études sur le pétiole des Fougères.* — Il ne faudrait pas juger, d'après ce premier travail plein d'erreurs, un botaniste qui, plus tard, s'est illustré par ses recherches histotaxiques sur les Prêles, les Cypéracées, les Graminées, etc.

mémoires, avec plus de cent figures, dans lesquels il exposa les caractères distinctifs spécifiques, fournis par l'examen des faisceaux pétiolaires de nos Fougères indigènes. Dans vingt-deux espèces sur vingt-neuf qu'il décrit, ce botaniste indique l'insertion des racines *sur la base même* du pétiole et arrive à la conclusion suivante : « Aucune racine ne sort directement de la tige ; cette remarque s'applique à toutes les Fougères ici décrites moins le *Polypodium vulgare* et le *Pteris aquilina*. Le faisceau pétiolaire dorsal envoie un filet à la racine. Comme l'insertion est très oblique, la racine paraît naître quelquefois au-dessous du pétiole ; mais, en réalité, elle est toujours sur son prolongement décurrent. »

Hofmeister (1), à qui ses travaux sur les Cryptogames vasculaires ont acquis une juste célébrité, est tombé dans la même erreur. Lui aussi nous apprend que « dans l'*Aspidium Filix-mas*, la tige qui, pendant la première année du développement de la plantule, produisait toutes les racines, n'en produit plus une seule dans la suite. Les racines de la plante adulte, au nombre de deux sur la base renflée de chaque pétiole, naissent toujours de deux faisceaux pétiolaires dorsaux. » Il assigne la même origine pétiolaire aux racines de l'*Athyrium Filix-femina*.

C'est aux sources indiquées ci-dessus que la plupart des auteurs de traités classiques ont puisé cette notion inexacte que, dans certaines Fougères (*Aspidium Filix-mas*, etc.), les racines naissent et s'insèrent *sur la base des pétioles*(2).

Un mémoire consacré principalement par Stenzel (3) à l'étude de la ramification des Fougères, donne quelques indications plus exactes sur le sujet qui nous occupe spécialement. Il signale incidemment et sans insister, l'insertion directe des racines sur le réseau conducteur de la

(1) *Ueber Entwickel. u. Bau d. Vegetationsorgane der Farrnkrauter.* (Abhandl. d. Kœn. Sæchs. Gesellsch. d. Wissensch., Leipzig, 1857).
(2) Voyez Sachs, de Bary, Van Tieghem, Luersen, etc.
(3) *Ueber Bau und Wachsthum der Farne.* (Nova Acta Acad. Leop. Car., XXVIII, 1861).

tige dans les *Aspidium cristatum*, *spinulosum* et dans l'*Athyrium Filix-femina*. Mais son attention ayant été attirée surtout par les rapports du bourgeon avec la tige mère ou le pétiole, il négligea le plus souvent de figurer l'amorce des racines dans les nombreux dessins de squelettes libéroligneux qui accompagnent le texte.

Mettenius a laissé des notes assez détaillées sur l'existence ou l'absence des racines dans les Hyménophyllacées (1). Nous aurons l'occasion de rappeler ces données, ainsi que celles publiées plus récemment par M. Prantl (2), dans un autre chapitre de notre travail.

Dans le mémoire sur la structure de l'*Angiopteris* (3), où Mettenius étudie la disposition du système libéroligneux d'un grand nombre de Fougères, les indications relatives aux racines sont peu nombreuses, mais généralement assez exactes.

Ainsi qu'on le voit, les publications précitées ne nous renseignent que très incomplètement sur l'insertion des racines chez les Fougères. Il n'en est pas de même des travaux plus récents de M. Trécul (4), où le détail, la précision et la clarté des descriptions suppléent à l'absence de figures. On y trouve de nombreux faits concernant le sujet qui nous occupe spécialement. Quelques-unes des espèces étudiées par ce savant botaniste nous ont fait défaut. Pour la plupart des autres, les résultats de nos recherches sont conformes à ceux qu'il a publiés.

Pour terminer cet aperçu bibliographique, mentionnons encore une courte note publiée, en 1875, par M. Conwentz, sur le squelette des Fougères les plus communes dans l'Europe centrale (5); un travail de L. Klein sur

(1) *Ueber die Hymenophyllaceen* (Abhandl. d. kœn. sæchs. Gesellsch. d. Wissenschaften, t. VII, 1865.)

(2) *Untersuchungen zur Morphologie der Gefæsskryptogamen.* I Heft, *Die Hymenophyllaecen*, Leipzig, 1875.

(3) *Ueb. den Bau von Angiopteris.* (Abhandl. d. kœn. sæchs. Gesellsch. der Wissenschaft, VI, 1865).

(4) *Remarques sur la position des trachées dans les Fougères.* (Ann. sc. nat., 5e série, t. X et XII.)

(5) *Beitrag zur Kenntniss des Stammskelets einheimischer Farne.* (Sitzungsber. d. kgl. Gesellsch. d. Wiss. zu Gœttingen, 1875; Botan. Zeit., 1875, p. 654.)

quelques Polypodiacées à structure dorsiventrale (1). D'autres mémoires importants, dont plusieurs sont consacrés spécialement soit à l'histologie, soit à l'histogénie des Fougères, renferment également quelques indications sur la position des racines de ces plantes (2). Il seront cités toutes les fois que la suite de cette étude nous en fournira l'occasion.

En résumé, on crut d'abord que les racines des Fougères pouvaient s'échapper indifféremment de tous les points de la surface de la tige. Plus tard, on admit que, dans *quelques* cas, elles sont localisées sur la base ou près de la base des feuilles et souvent en nombre déterminé pour chaque feuille. Beaucoup de botanistes (Karsten, Duval-Jouve, Mettenius, Trécul, etc.) se contentant d'un examen superficiel, ou trompés par des phénomènes de concrescence, pensèrent que, très souvent, les racines naissent sur le pétiole même et s'insèrent sur les faisceaux pétiolaires, ce qui n'est point, comme nos propres recherches nous l'ont montré.

Réformer les idées admises, montrer que les racines latérales des Fougères émanent, à une exception près (*Ceratopteris*) (3), directement de la tige, nous a semblé une œuvre utile. Nos recherches ont porté sur un grand nombre d'autres points, notamment sur les caractères morphologiques de la racine, sur les conditions qui entravent ou favorisent son développement, sur la modification de son extrémité en une tige, modification signalée, mais non

(1) *Bau u. Verzweigung einiger drosiventral gebauter Polypodiaceen.* (Nov. act. Acad. Leop. Car., t. XLII, 1881.)

(2) Reichhardt. *Ueber die Gefæssbündel-Vertheilung im Stamme und Stipes der Farne* (Denkschr. d. Wiener Akad., 1859.)

Russow. *Vergleichende Untersuchungen der Leitbündel-Kryptogamen.* (Mém. de l'Acad, des sciences de St-Pétersbourg, VII[e] série, t. XIX.)

Van Tieghem. *Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires* (Ann. des sc., nat., 6[e] sér., t. XIII.)

Kny. *Die Entwickelung der Parkeriaceen* (Nova acta Acad. Leop., XXXVII.)

(3) Cette généralisation ne s'applique, bien entendu, qu'aux espèces au nombre d'environ deux cents que j'ai pu examiner.

démontrée par plusieurs botanistes ; enfin, et tout particulièrement, sur la croissance terminale de la racine parfaite et sur son origine dans le méristème terminal de la tige. Forcé de limiter notre sujet, nous nous bornerons :

1° A exposer brièvement les remarques auxquelles ont donné lieu l'examen des caractères extérieurs de la racine et l'observation de quelques particularités concernant les conditions de sa croissance, de sa durée, etc. ;

2° A étudier, avec plus de détail, son insertion sur la tige ou la feuille et le raccord de son appareil conducteur avec celui de ces organes. Nous ajouterons quelques considérations sur la valeur taxinomique de cette insertion. Nous verrons, en outre, que les modes si variés qu'elle présente dans les Fougères se retrouvent dans d'autres Cryptogames vasculaires et dans plusieurs Phanérogames ;

3° Enfin, à discuter la valeur des raisons qui ont fait admettre l'origine radiculaire des bourgeons adventifs sous-foliaires de certaines Fougères et nous décrirons un exemple dans lequel nous avons dûment constaté la production d'un bourgeon à l'extrémité d'une racine.

Notre travail comprendra par conséquent les trois chapitres suivants :

Chapitre I. — Morphologie externe et biologie de la racine des Fougères.

Chapitre II. — Insertion des racines latérales.

Chapitre III. — Des racines gemmipares chez les Fougères.

CHAPITRE I

Morphologie externe et biologie de la racine des Fougères.

Existence et absence de la racine. — Des racines latérales existent dans toutes les Fougères, à l'exception de certains *Trichomanes*, où elles sont remplacées fonctionnellement par la tige mère et surtout par ses rameaux, qui développent un grand nombre de poils absorbants. Ces rameaux, dépourvus de feuilles visibles, prennent l'apparence de racines et méritent le nom de *rameaux radiciformes* qu'on leur a donné (1).

Dans les *Nephrolepis*, les racines manquent ou sont rares sur la tige principale et sur ses branches dressées et feuillées; mais elles existent en grand nombre sur des stolons souterrains dont la nature caulinaire a été mise en doute par quelques botanistes et niée par d'autres.

Ces organes radiciformes ou d'origine prétendue radicale sont assez répandus chez les Fougères, pour que nous ayons cru devoir leur consacrer un chapitre spécial à la fin de ce travail. Nous nous contentons de mentionner ici leur existence.

Dans toutes les autres Fougères, les racines s'implantent tantôt manifestement sur la tige mère, tantôt en apparence sur la base des pétioles; très rarement, elles sont portées sur le pétiole même, à une certaine distance de son insertion (Parkériacées). Mais avant d'étudier leur implantation sur leur support, voyons rapidement leurs caractères extérieurs, les circonstances qui favorisent ou arrêtent leur développement.

(1) Faute de matériaux vivants et d'échantillons d'herbier en bon état, j'ai renoncé à entrer dans de longs détails sur les racines et les rameaux radiciformes des *Trichomanes*, pour la connaissance desquels je renvoie aux travaux de Mettenius et de Prault.

Volume des racines. — Les premières racines d'une plantule de Fougère sont toujours fort grêles et simples. Pendant quelque temps, à mesure que la jeune plante devient plus forte, ses nouvelles racines naissent de plus en plus volumineuses et atteignent bientôt un diamètre définitif qu'aucune des racines suivantes ne pourra dépasser, quelle que soit la puissance du sommet de la tige qui les produit. Ce fait est surtout facile à constater sur les Fougères arborescentes. Si l'on examine, par exemple, un *Alsophila* ou un *Cyathea* jeune, dont la tige, haute de 7 à 8 centimètres, ne mesure encore que de 3 à 4 centimètres de diamètre au niveau du départ des feuilles épanouies, on voit que les racines formées à ce niveau sont déjà comparables pour la grosseur, à celles qui enveloppent le gros tronc d'une forte plante de la même espèce; mais sur la portion basilaire de la tige, très atténuée et toujours un peu arquée inférieurement, on trouve d'anciennes racines de plus en plus minces à mesure qu'on se rapproche de la pointe du cône renversé formé par la base de la tige. Cette observation peut être répétée sur toutes les Fougères adultes de petite taille, dont les premières racines ont résisté à la décomposition.

La grosseur des racines est variable suivant les espèces; mais elle est en général constante dans chaque espèce à partir d'un certain âge. Le plus fréquemment leur diamètre est de 1^{mm} à $1^{mm}1/2$. Souvent elles sont beaucoup plus grêles. Ainsi, chez les *Hymenophyllum*, leur grosseur varie de $0^{mm}2$ à $0^{mm}5$. Elles sont tout aussi grêles dans beaucoup de *Trichomanes*. Elles sont également peu volumineuses dans la plupart des *Polypodium;* dans tous les *Nephrolepis;* dans les *Davallia* de la section *Eudavallia;* dans les *Odontoloma;* dans un grand nombre d'*Adiantum* de petite taille; dans plusieurs *Asplenum*, et, d'une façon générale, dans la plupart des espèces qui poussent de préférence sur les troncs d'arbres, sur les rochers moussus ou sur les vieux murs. Dans ces cas, les racines atteignent rarement un millimètre de diamètre et pénètrent, par suite,

facilement dans les moindres crevasses ou fissures du substratum. Elles sont plus volumineuses dans certains *Blechnum*, *Lomaria* et *Diplazium* à tronc court et dans les Cyathéacées arborescentes, où cependant leur diamètre dépasse rarement 2^{mm}. Les plus grosses racines que j'ai observées, et qui avaient 3^{mm} environ, provenaient d'un *Saccoloma* indéterminé et d'un *Diplazium proliferum* très robuste. On voit que ces organes n'atteignent dans aucune Fougère les dimensions qu'ils peuvent acquérir dans les *Marattia* et les *Angiopteris*.

Généralement les racines de même âge ont sensiblement le même volume dans une espèce donnée. Le *Ceratopteris thalictroides* fait seul exception à cette règle. Dans cette Fougère, les racines sont insérées sur le pétiole même; les unes, qui s'échappent principalement au côté dorsal de cet organe, sont très grosses ($1^{mm}1/2$ à 2^{mm} de diamètre) et portent des radicelles simples excessivement fines; les autres, nées au côté interne du pétiole, sont très grêles : elles ont le même volume que les radicelles des racines dorsales. Cette différence de grosseur entre des racines de même ordre doit probablement être attribuée à ce fait que les racines ventrales grêles sont, dès le début, gênées dans leur développement par la pression du bourgeon terminal sur le côté interne du pétiole qui les porte.

Conditions qui empêchent ou favorisent le développement des racines. — Les nombreuses racines développées sur le tronc des Cyathéacées arborescentes l'enveloppent souvent d'un manchon plus ou moins épais et parfois très solide (1). Dans les *Alsophila* et les *Cyathea*, cette enveloppe peut n'exister que sur la région inférieure du tronc, là où les racines ont trouvé des conditions favorables à leur croissance. Plus haut, toutes les racines sont parfois

(1) Il existe au Conservatoire du Jardin botanique de Lyon, une planchette compacte, longue de 18 centimètres, large de 12 et épaisse de 1, qui a été découpée à la scie dans le revêtement radical du tronc d'un *Cyathea* reçu de la Martinique, sous le nom de *C. arborea*.

arrêtées dans leur développement dès que leur sommet a percé l'écorce de la tige ; elles forment alors, sur les coussinets foliaires ou sur toute la surface du tronc (*Alsophila eriocarpa*, etc.), des verrucosités hautes de 1 à 2 millimètres, bien visibles partout où le revêtement pileux de la tige a été accidentellement détruit. Cet avortement des racines que l'on constate généralement sur les *Alsophila* et les *Cyathea* élevés dans les serres, s'observe moins fréquemment sur les gros troncs des mêmes espèces, qui ont poussé dans leur station naturelle.

Ces différences entre individus d'une même espèce proviennent évidemment des conditions différentes dans lesquelles leur développement a eu lieu. Beaucoup de Fougères arborescentes croissent, dans les forêts tropicales, sous un dôme de feuillage que les rayons du soleil ne traversent jamais et où règnent, par suite, une demi-obscurité et une humidité constantes. A ces conditions éminemment propices à la croissance des racines, il vient s'en ajouter d'autres qui ne le sont pas moins. Les troncs de ces plantes ont une surface très inégale : leurs cicatrices foliaires, hérissées de saillies dues aux faisceaux pétiolaires et aux lames scléreuses qui les accompagnent, semblent faites pour retenir les débris organiques et les poussières qui y tombent accidentellement, en même temps que des spores et des graines de toutes sortes. Ils se couvrent bientôt de petites Fougères herbacées (1), d'Orchidées, d'Aroïdées, de Broméliacées entremêlées de Lycopodes, de Sélaginelles, de Mousses et de Jungermannes, dont on retrouve parfois des restes sur les troncs de Fougères conservés dans les Musées botaniques. Tous ces végétaux trouvent là un terrain favorable à leur propre développe-

(1) Je rappellerai à cette occasion un curieux exemple d'adaptation de certaines Fougères à un hôte *déterminé*. Le *Trichomanes sinuosum*, qui est abondant aux Antilles, y végète exclusivement sur des troncs de Fougères arborescentes. [Voy. A.-F. W. Schimper : *Ueber Bau u. Lebensweise der Epiphyten Westindieus* (Botan. Centralbatt, t. XVII, 1884). — Grisebach : *Vegetation der Erde*]. D'après M. Müller, de Melbourne, il en est de même des *Tmesipteris*. Voyez Bertrand : *Recherches sur les Tmesiptéridées*, (Archives bot. du nord de la France, t. I, p. 469).

ment, en même temps qu'ils procurent à leur hôte le moyen de développer toutes ses racines et d'acquérir par suite une vigueur dont les Cyathéacées cultivées en serre ne peuvent donner qu'une faible idée.

Lorsque dans les cultures une Cyathéacée arborescente menace de périr, les horticulteurs cherchent à imiter la nature en donnant à la plante un placage de *Sphagnum*. Pour devenir aussi efficace que possible, celui-ci doit être, à mon avis, appliqué de préférence a la base du bourgeon terminal, au niveau des feuilles épanouies de la plante qu'on désire sauver. Dans cette région où les racines commencent à poindre au dehors, il est toujours très facile d'assurer, par ce procédé, leur croissance ultérieure. Néanmoins les verrucosités radiculaires des parties âgées du tronc sont capables de reprendre vie, après être restées stationnaires pendant nombre d'années. Nous avons vu ce phénomène se produire à la base d'un tronc de *Cyathea medullaris*, dénudé plus haut sur une longueur de plus de deux mètres. C'est probablement l'observation de faits analogues qui fit croire à Karsten que les Fougères peuvent produire de véritables racines adventives (V. p. 4).

Les placages naturels ou artificiels sont moins utiles à ces Fougères arborescentes qui, grâce à leur organisation même, développent normalement toutes leurs racines. Tels sont les *Balantium* et les *Cibotium* dont les poils mous, très longs et très fins, forment une toison laineuse assez dense sur le tronc et sur la base persistante des pétioles. De là vient que la tige, parfois très haute, de ces plantes, se couvre régulièrement de nombreuses racines de la base au sommet. Ces racines n'arrivent pas toutes au sol. La plupart s'insinuent entre celles qui se sont développées antérieurement et entre les tronçons basilaires des pétioles, où elles trouvent un milieu favorable à leur croissance.

Les conditions requises pour le développement des racines sont quelquefois réalisées par d'autres procédés naturels qui ont été étudiés récemment par plusieurs

botanistes (1). C'est grâce à ses larges feuilles nidulantes, formant ensemble un entonnoir qui retient des détritus végétaux transformés rapidement en humus, que l'*Asplenum Nidus* peut, dans sa patrie, prospérer sur des troncs d'arbre et même sur des lianes à tige mince. Dans d'autres espèces épiphytes, certaines feuilles ont modifié profondément leur forme et constituent des sortes de « niches ou de coquilles » [*Nischenblœtter*, (Gœbel)], dans lesquelles la terre végétale s'accumule en quantité souvent considérable (*Polypodium quercifolium*, etc.) ou des revêtements appliqués étroitement sur le substratum [*Mantelblætter* (Gœbel)], qui se trouve ainsi protégé très efficacement contre la dessication (*Platycerium*).

Un des plus curieux exemples de l'influence du milieu sur la production des racines nous est fourni par les *Nephrolepis* dont les stolons radiciformes se couvrent de nombreuses racines quand ils sont enterrés dans un sol humide, tandis qu'ils en restent dépourvus complètement ou n'en émettent que fort peu lorsqu'ils se développent dans l'air.

Radicelles ; conditions de leur développement. — Les radicelles du premier degré sont en général un peu moins grosses que la racine mère ; quand elles se ramifient à leur tour leurs dernières divisions peuvent être d'une extrême ténuité.

Les radicelles naissent toujours d'une cellule endodermique située exactement en regard du protoxylème d'un faisceau ligneux de la racine mère ; ce fait est trop connu pour qu'il soit utile de nous y arrêter (2).

Les causes (obstacles mécaniques, insuffisance d'eau, etc.) qui empêchent ou ralentissent l'allongement de la

(1) A.-F.-W. Schimper. *l. c*, — Burck : *Contributions to the Fern Flora of Borneo* (Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg., t. IV., 1884. — Gœbel : *Morphologische u. biologische Studien. I. Ueb. epiphytische Farne und Muscinecn* (Ann. du Jard. bot. do Buitenzorg, t. VII, 1re p., 1887).

(2) Naegeli u. Leitgeb : *Entstehung und Wachsthum der Wurzeln*. — Van Tieghem : *l. c.*

racine mère, exercent également une influence considérable sur la production des radicelles. Cette notion acquise par les physiologistes (Sachs, Mer, Nobbe, etc.) à la suite de nombreuses expériences, peut être également vérifiée par l'observation des plantes à l'état de nature.

Ainsi, dans les Fougères arboricoles et saxicoles, les radicelles sont souvent plus longues et plus abondantes que dans les Fougères terricoles. Dans celles-ci les racines mères s'allongent, parfois, beaucoup avant de se ramifier; elles ne tendent à produire des radicelles en grand nombre que lorsque leur pointe rencontre un obstacle tel que cailloux, fond ou bord d'un vase en terre cuite. Toute lésion de nature à mettre un terme à la croissance du sommet de la racine mère, favorise la production des radicelles qui peuvent alors naître en assez grand nombre immédiatement en arrière de l'extrémité tronquée de la racine mère (pl. I, fig. 2). Nous avons de plus fréquemment remarqué qu'elles naissent de préférence aux points où la racine, excitée par le contact d'un corps solide, s'infléchit légèrement et qu'elles occupent presque toujours dans ce cas, la convexité de la courbure (pl. I, fig. 3). Ces remarques nous ont servi maintes fois pour découvrir plus facilement l'origine première des radicelles avant leur sortie de la racine mère.

De Candolle, Sachs, Vœchting et surtout Nobbe ont démontré expérimentalement l'influence de l'humidité et de la lumière sur la production et le développement des racines et des radicelles. L'action de ces agents est facile à constater dans les Fougères arborescentes. On trouve toujours le long du tronc de ces plantes des racines exposées à l'air et à la lumière qui ne produisent des radicelles que sur le côté interne le moins éclairé et le moins exposé à la sécheresse. Lorsque l'on suit ces mêmes racines, après qu'elles ont pénétré dans le sol ou dans le revêtement parfois très épais qu'elles forment autour de la tige, on les voit s'y ramifier plus abondamment et produire des radicelles sur deux rangées opposées.

L'observation suivante est la plus curieuse de toutes celles que j'ai eu l'occasion de faire sur ce sujet. Je m'étais procuré, au printemps, un pied très âgé et très volumineux d'*Osmunda regalis* qui venait de passer l'hiver, sous un abri, dans un vase trop petit pour un exemplaire de cette taille. Quoique son bourgeon terminal parût bien constitué, cette plante semblait peu disposée à déployer rapidement une couronne de feuilles. La tige, qui dépassait de 20 centimètres la terre du pot, était revêtue d'un manchon épais et compacte formé par de vieilles racines recouvrant les tronçons pétiolaires des anciennes feuilles. Pour activer sa végétation on pouvait essayer soit le rempotage dans un vase plus grand, soit préférablement l'application d'un placage de *Sphagnum*. Une couche de cette mousse, comprimée par des liens, fut plaquée autour du tronc et maintenue constamment humide par l'arrosement de sa face *externe*. Peu de jours après ce traitement les nouvelles feuilles commencèrent à s'épanouir. Les racines, nées à leur base, cheminèrent à la surface du manchon formé par les anciennes racines, *sous* le placage toujours *modérément* imbibé d'eau. Au bout de 5 mois, j'examinai la tige et je pus constater que parmi les nouvelles racines, la plupart de celles qui s'étaient fortement appliquées sur le support n'avaient produit qu'*une seule série de radicelles* le long de leur face externe, qui s'était trouvée directement en contact avec le placage humide. Ces radicelles généralement très nombreuses, assez rapprochées et longues seulement de 1 à 2 centimètres, pénétraient presque horizontalement dans la couche protectrice qui avait favorisé et peut-être même provoqué leur développement. La figure 1 de la planche I représente en grandeur naturelle, un tronçon d'une de ces curieuses racines avec quelques radicelles.

Une racine soustraite à l'action des causes multiples qui peuvent ainsi modifier sa croissance et sa ramification, se développe avec une régularité surprenante, comme le démontre le fait suivant que j'ai observé sur un *Alsophila*

Moorei J. Sm. Cette Fougère, plantée dans un grand vase, fut placée sur un autre vase à fleurs, vide, renversé, de manière que les orifices pratiqués au centre du fond des pots fussent exactement superposés. Une racine vigoureuse ayant pénétré, par ces orifices, dans le vase inférieur, se développa avec une régularité parfaite dans cette atmosphère obscure et constamment humide. Sa partie principale, longue d'environ trente centimètres, était parfaitement verticale et portait de nombreuses radicelles disposées sur deux rangs, également distantes, étalées dans un même plan et formant avec la racine mère un angle d'environ 60°. La longueur de ces radicelles allait en décroissant régulièrement depuis les plus âgées jusqu'aux plus jeunes, de telle sorte que, en joignant de chaque côté leurs sommets par une ligne droite, l'ensemble de ce système radical se trouvait inscrit dans un triangle isocèle dont la médiane ou bissectrice de l'angle sommet était formée par la racine mère qui prolongeait son extrémité, dépourvue de radicelles, assez loin au-delà de cet angle (Pl. I, fig. 4).

Couleur des Racines. — Les racines de la plupart des Fougères prennent à peu de distance de leur sommet, une coloration brune ou noirâtre due à de l'acide filicitannique qui imprègne les membranes des cellules épidermiques et des cellules corticales (1). Celles des *Cystopteris* de nos pays ont une couleur rougeâtre due à l'assise sous-épidermique fort épaissie. Dans certains *Adiantum* et dans les *Osmunda*, qui aiment les stations humides, leur teinte est jaunâtre. Celles des Fougères aquatiques (Parkériacées) dépourvues de sclérenchyme, sont blanc grisâtre ou blanc jaunâtre et translucides.

Durée des Racines. — La durée des racines n'est pas

(1) L'acide filicitannique a été extrait des racines de Fougères par M. Luck et par M. Malin. Cet acide peut être décomposé en glucose et en rouge filicique analogue au rouge cinchonique.

aussi limitée que celle des feuilles des Fougères. Tant que la région caulinaire où elles s'implantent, n'est pas désorganisée, elles peuvent conserver leur vitalité. Elles meurent le plus souvent, parce que leur sommet a été exposé à une sécheresse trop prolongée ou parce que des racines plus récentes rendent les anciennes inutiles et détournent à leur profit les sucs nourriciers.

La longévité de ces organes est parfois surprenante. On peut voir, dans toutes les grandes collections de Fougères vivantes, des *Alsophila* ou des *Cyathea* puiser l'eau nécessaire à l'aide des seules racines bien développées qui, s'échappant de la *région inférieure* du tronc, s'enfoncent dans la terre et s'y ramifient très abondamment. En sachant le nombre de feuilles épanouies chaque année et en comptant les cicatrices foliaires, visibles sur la tige nue, au-dessus de la région radicifère, on peut calculer approximativement l'âge des racines en question. Nous en avons vues qui fonctionnent certainement depuis 20, 30, 40 et même 50 ans. Ce fait curieux, sans exemple dans les Phanérogames vivaces à racines primaires grêles, s'explique par la résistance que les racines des Fougères offrent à la désorganisation, résistance due à la présence de l'acide filicitannique, qui rend leurs tissus protecteurs imputrescibles.

CHAPITRE II

Insertion des Racines latérales.

REMARQUES PRÉLIMINAIRES

Les racines latérales des Phanérogames s'échappent le plus souvent de la tige perpendiculairement à sa surface. Leur insertion superficielle se superpose alors exactement à l'amorce de leur cylindre central sur l'appareil conducteur de la tige. Une telle superposition est rare dans les Cryptogames vasculaires. Cependant nous l'avons consta-

tée dans beaucoup de Cyathéacées. Mais, plus souvent, la racine apparaît au-dehors bien au-dessus du point où son appareil conducteur se raccorde avec celui de la tige ; son trajet dans l'écorce est *oblique ascendant :* les Polypodiacées nous offriront de nombreux exemples de ce cas. Quelquefois, au contraire, la racine ne sort de la tige qu'après un trajet intracortical *oblique descendant* plus ou moins long. C'est ce qu'on observe dans les Osmondacées et dans les *Aneimia*, où cette disposition des racines rappelle celle qu'on connaît dans l'*Angiopteris evecta* et dans le *Lycopodium Selago.*

Il y aurait donc lieu de distinguer : l'insertion *superficielle* et l'insertion *profonde.* Cette dernière est la plus intéressante à considérer à cause de son importance physiologique ; c'est elle qui établit la continuité de l'appareil conducteur dans la plante. On pourrait lui donner le nom d'insertion *réelle* et, par opposition, celui d'insertion *apparente* à l'émersion superficielle, qui est moins importante à connaître.

Avant d'aborder l'examen des relations du cylindre central de la racine avec le système libéro-ligneux de la tige, nous devons signaler les difficultés à surmonter et les méthodes à suivre dans cette étude.

La plupart des erreurs signalées dans l'introduction, à la page 5, peuvent être attribuées à l'emploi de méthodes défectueuses. Quelques exemples suffiront pour le démontrer.

A en croire les ouvrages de botanique descriptive, le rhizome rampant des *Polypodium* arboricoles et saxicoles porterait de nombreuses racines sur ses flancs et sur sa face ventrale. Un examen attentif montre que la plupart de ces nombreuses racines sont des radicelles insérées sur les racines assez rares et souvent très espacées.

Nous avons déjà dit que Duval-Jouve faisait naître des faisceaux pétiolaires les racines de presque toutes nos Fougères indigènes. Le procédé barbare qu'il employait pour détacher les pétioles à étudier, ne pouvait le conduire à

un meilleur résultat. En arrachant ceux-ci, il enlevait du même coup les racines avec une portion plus ou moins considérable du tissu de la tige.

D'autres anatomistes n'ont pas été plus heureux en se fiant uniquement à l'examen de coupes transversales, qui leur faisaient prendre pour un faisceau pétiolaire la section d'un faisceau radical oblique ascendant (fig. 2, p. 69 et pl. III, fig. 4, 5 et 6). L'erreur si répandue, qui consiste à admettre l'origine pétiolaire de la racine dans plusieurs Fougères, peut-être commise d'autant plus facilement que parfois, il y a concrescence du faisceau radical avec le faisceau pétiolaire voisin. Il suffit pour s'en convaincre de comparer entre elles les figures 13 et 14 de la planche II, qui représentent des squelettes de l'*Athyrium Filix femina*, tirés l'un (fig. 14) d'une tige à feuilles espacées, l'autre (fig. 13) d'une tige à feuilles très serrées.

La méthode la plus sûre consiste à isoler le système libéroligneux sans endommager aucune de ses parties.

La macération prolongée, usitée en pareil cas, ne donne de bons résultats que pour les Fougères arborescentes. Cette opération altère, il est vrai, le système libéroligneux, mais elle n'a aucune prise sur le sclérenchyme brun de ces plantes et comme celui-ci est pour ainsi dire moulé sur le système conducteur, il représente, dans les traits essentiels, la disposition de ce dernier.

Le tissu fondamental de beaucoup de Fougères résiste presque indéfiniment à la macération. Cela n'a pas lieu de nous étonner, quand il est sclérifié et bruni (plusieurs *Pteris*, *Nephrolepis*, *Osmunda*, etc.); mais, chose singulière, la même capacité de résistance à la putréfaction existe dans certaines espèces à parenchyme incolore non épaissi. Témoin les vieilles tiges de divers *Polypodium* et *Davallia*, qui peuvent rester enfouies pendant un an ou deux, dans du terreau arrosé tous les jours, sans subir la destruction si rapide, en pareil cas, dans la plupart des végétaux phanérogames.

Un procédé fort commode consiste à faire bouillir les

tiges dans de l'eau additionnée d'acide chlorhydrique. Au bout d'un temps variable, suivant les espèces, tous les tissus parenchymateux sont suffisamment ramollis (1) ; il suffit ensuite de malaxer la tige entre les doigts et de laver à plusieurs reprises pour enlever tout le tissu fondamental. Ce procédé a l'inconvénient de ramollir également les faisceaux et de les rendre très fragiles. Excellent, quand il s'agit simplement d'isoler le réseau caulinaire sur une grande longueur, il devient impraticable, si l'on veut conserver en place et intacts tous les faisceaux foliaires et les faisceaux radicaux. En malaxant, même avec précaution, on exerce sur ces derniers, dirigés très obliquement, des pressions inopportunes, qui ont pour résultat presque infaillible de les détacher au niveau de leur insertion sur le système caulinaire. Il vaut mieux recourir, dans ce cas, à la dissection et enlever patiemment tout le tissu fondamental à l'aide d'une aiguille lancéolée et d'un pinceau un peu dur. Ce procédé est, en outre, absolument défectueux, dès qu'il s'agit d'espèces à tige très grêle et fragile, portant des feuilles trés rapprochées, telles que les *Asplenum Trichomanes*, *septentrionale*, etc.

L'opération qui donne les meilleurs résultats est la dissection de matériaux frais sans ébullition préalable ou mieux après macération dans l'alcool. La préparation des squelettes est singulièrement facilitée par la fragilité des cellules de l'endoderme, qui se rompt au moindre effort ; mais, malgré cela, ce procédé n'en est pas moins très long et exige une grande habitude dans le maniement des instruments de dissection sous le microscope simple dont l'emploi est presque toujours indispensable, lorsqu'il s'agit d'espèces de petite taille.

J'ai obtenu également des préparations fort élégantes en traitant des tiges peu volumineuses de la manière suivante : on fait macérer la tige, qu'on veut étudier, dans

(1) Une ébullition de vingt minutes suffit le plus souvent. Toutefois j'ai fait bouillir de gros rhizomes du *Davallia canariensis* pendant plus de quatre heures, sans qu'ils se soient ramollis.

une solution aqueuse de potasse pendant plusieurs semaines ; puis on lave soigneusement dans de l'eau. Si l'objet ainsi traité n'est pas suffisamment translucide, on l'immerge pendant un ou deux jours, dans la liqueur de Labarraque ou dans l'eau de Javel. Après un nouveau lavage à l'eau, on le plonge dans l'alcool fort pendant quelques minutes, puis on l'imprègne d'une solution ammoniacale de fuchsine. En plaçant ensuite dans de l'eau, on met en évidence les faisceaux dont le bois se colore en rouge. Il est nécessaire de laver finalement à l'alcool faible, au cas où le tissu fondamental a retenu un peu de matière colorante. C'est grâce à ce procédé que j'ai pu étudier plus facilement des plantules de Fougères, le squelette fasciculaire de plusieurs *Davallia, Polypodium, Acrostichum* et celui de l'*Osmunda regalis*.

Quel que soit le procédé que l'on emploie, il est indispensable avant toute autre opération de couper toutes les feuilles et toutes les racines aussi près que possible de leur insertion et d'enlever ensuite les poils en frottant énergiquement la tige avec une brosse en crin un peu rude. Ce travail préliminaire exige parfois beaucoup de patience, surtout lorsqu'il s'agit de nettoyer et de mettre à nu la surface de la tige de certaines Cyathéacées.

Divers modes d'insertion des racines.

L'insertion des racines présente un grand nombre de variations qui sont indiquées dans le tableau suivant :

I. Les racines ne correspondent pas aux feuilles.

1° Rhizome rampant ou grimpant à structure dorsiventrale.

A. — Racines insérées sur le côté inférieur ou ventral du rhizome *(R. ventrales)*.

a. — Racines disposées sans ordre ou *éparses*. Ex. : *Hymenophyllum*; *Trichomanes*; *Lygodium*; *Gleichenia*; *Odontoloma*; *Microlepia*;

divers *Adiantum*; *Acrostichum*; *Polypodium*; *Platycerium*; *Aspidium coriaceum*, *albopunctatum*; *Asplenum obtusifolium* (1).

b. — Racines *localisées* sous un rameau extra-axillaire. *(R. sous-gemmaires)*.

Ex.: *Davallia* de la section *Eudavallia*, plusieurs *Trichomanes* ?

B. — Racines insérées sur tout le pourtour du rhizome, mais en plus grand nombre sur son côté ventral. Ex.: *Lithobrochia Vespertilionis*, *Pteris aquilina*, *Davallia Mooreana*, *Adiantum macrophyllum* et *peruvianum*, *Olfersia cervina*, *Adiantum Capillus Veneris*, etc., *Onoclea sensibilis*.

2° La tige est dressée, obliquement ascendante ou couchée, à structure symétrique par rapport à l'axe de croissance (symétrie radiaire ou axile). — Racines *éparses* insérées uniformément sur tout le pourtour de la tige.

Ex.: *Allosorus crispus*, *Aspidium Serra*, *Pteris longifolia*, *Aneimia fraxinifolia*, *Alsophila eriocarpa*.

II. Les racines correspondent aux feuilles *(R. sous-foliaires)*. La structure de la tige est symétrique par rapport à l'axe de croissance.

1° Une racine médiane sous chaque feuille. Relation des deux organes

A. — Peu évidente dans les rhizomes rampants à longs entre-nœuds.

Ex.: *Phegopteris* indigènes, *Meniscium simplex*.

(1) La grande uniformité qui règne dans le mode d'insertion des racines chez les *Hymenophyllum*, les *Trichomanes*, les *Acrostichum* et les *Polypodium* me dispense de citer ici, comme aussi dans l'exposé détaillé qui suit, les noms de toutes les espèces de ces genres dont j'ai examiné un grand nombres d'échantillons désséchés.

B. — Très manifeste dans les tiges obliques ou dressées à entre-nœuds courts.

Ex. : *Athyrium*, *Ceterach*, divers *Asplenum*, *Blechnum Spicant*, *Bl. occidentale*, *Lomaria gibba*, *Caenopteris fœniculacea.*

2° Deux racines sous chaque feuille.

A. — L'une médiane, l'autre latérale.

Ex.: *Cystopteris*, *Aspidium rigidum*, *Aspid. Lonchitis*, *Cyrtomium falcatum.*

B. — Toutes deux latérales.

Ex.: Osmondacées: *Osmunda*, *Todea.*

3° Trois racines sous chaque feuille.

Ex.: *Aspidium violascens*, *Aspid. Filixmas*, *Aspid. aculeatum*, *Aspid. spinulosum.*

4° Racines en nombre variable sous chaque feuille.

A. — Racines insérées chacune par un faisceau radical distinct.

a. — Sur le bord inférieur de la maille foliaire.

Ex. : *Didymochlœna*, *Woodwardia*, *Diplazium*, *Anisogonium*, *Asplenum Nidus.*

b. — Au-dessous du bord inférieur de la maille.

Ex. : *Adiantum gracillimum*, *neo-guinense*, *Cheilanthes Bergiana.*

c. — Sur le coussinet foliaire.

Ex.: divers *Gymnogramme*, *Pteris*, *Balantium*, *Cibotium*, *Cyathea*, *Alsophila.*

B. — Racines plus ou moins nombreuses, portées sur un faisceau radicifère commun.

Ex. : *Blechnum brasiliense*, *Scolopendrium officinale*, *Asplenum Serra.*

III. Racines insérées sur le pétiole même. *(R. foliaires).*

Ex. : *Ceratopteris thalictroides.*

I. Les racines ne correspondent pas aux feuilles.

A part les Osmondacées, toutes les autres familles de l'ordre des Fougères renferment des espèces dont les racines n'ont aucune relation de nombre et de position avec les feuilles. Ce défaut de correspondance entre ces deux sortes d'organes est la règle dans les *rhizomes à structure dorsiventrale ;* mais on le constate également sur quelques tiges dont la *structure est symétrique par rapport à l'axe de croissance.*

Examinons successivement ces deux types et leurs principales modifications.

1° Rhizome rampant à structure dorsiventrale.

Le premier type, caractérisé par un rhizome dorsiventral rampant à la surface du substratum ou dans son intérieur, présente deux modifications : tantôt, et le plus souvent, toutes les racines s'échappent de la face ventrale du rhizome ; tantôt il en existe sur tout le pourtour du rhizome, mais elles sont néanmoins toujours en plus grand nombre au côté ventral.

A. *Racines insérées sur le côté inférieur ou ventral du rhizome.*

Lorsqu'elles sont exclusivement ventrales, les racines sont ou bien disposées sans régularité *(éparses, vagues)* ou bien *localisées* près de l'insertion d'un rameau latéral.

a. — Racines ventrales éparses.

Les racines ventrales éparses sont parfois très espacées et à peine plus nombreuses que les feuilles, dans les Fougères à entre-nœuds *très longs.* On les observe avec cette disposition dans *Trichomanes longisetum* Bory, *Javanicum* Bl., *Zollingerii* V. d. B., *procerum* F., etc.; *Polypodium serpens* Sw., *geminatum* Schrad., *accedens* Bl., *altèscandens* Coll., *Acrostichum Feei* Bory, *squamipes* Hook,

Lomariopsis Prieuriana F., *Vittaria rigida* Klfs, etc.; mais tandis que les feuilles de ces plantes sont toujours placées sur deux rangées dorsales régulières, leurs racines sont dispersées sans ordre à un ou plusieurs centimètres les unes des autres.

Beaucoup d'espèces appartenant aux genres qui viennent d'être cités ont des entre-nœuds plus courts et des racines plus nombreuses. Signalons parmi celles que nous avons étudiées : *Hymenophyllum demissum* Sw., *Trichomanes Prieurii* Kze (1), *Acrostichum coriaceum* Wall., la plupart des *Polypodium*; les *Gleichenia, Lygodium, Rhipidopteris peltata* Schott, etc. (Pl. I, fig. 5, 6).

C'est en grande partie à l'intensité de la croissance longitudinale de la tige qu'on doit attribuer la rareté des racines et des feuilles dans plusieurs de ces Fougères. L'allongement des entre-nœuds, l'espacement corrélatif des organes latéraux ne sont pas déterminés ici comme dans les Phanérogames, par le jeu d'un point végétatif intercalaire, mais par l'intensité très grande de la croissance terminale qui peut provoquer l'avortement de ces membres ou même empêcher leur production. Ainsi l'on remarque très fréquemment, de distance en distance, entre deux feuilles bien développées, une ou plusieurs feuilles rudimentaires, réduites à un mamelon recouvert de poils scarieux et que leur position dorsale ne permet pas de confondre avec de jeunes rameaux, car ceux-ci sont toujours situés exactement sur les flancs du rhizome *(Polypodium, Acrostichum)* ou même un peu au-dessous du plan horizontal qui diviserait le rhizome en deux parties égales (plusieurs Hyménophyllacées). On peut dire que les racines et les feuilles sont d'autant plus rares que la croissance de la tige en longueur est plus active.

L'influence de plusieurs autres facteurs peut s'exercer

(1) Il en est probablement de même dans la plupart des Hyménophyllacées. Les nombreuses espèces de cette famille, dont j'ai pu examiner des échantillons desséchés, avaient généralement beaucoup plus de racines que de feuilles.

dans le même sens que celui qui vient d'être mentionné. Dans les plantes dont il s'agit, les feuilles sont souvent petites ou découpées en segments nombreux, mais étroits, dont l'ensemble n'offre qu'une faible surface à l'évaporation des liquides renfermés dans leurs tissus. Souvent aussi leur constitution les garantit contre une transpiration trop active. Ainsi, celles des Hyménophyllacées sont réduites à un seul plan de cellules *cuticulisées* sur les deux faces en contact avec l'atmosphère. Les grandes feuilles de certaines Acrostichacées sont protégées par un *revêtement pileux* assez dense *(Hymenodium crinitum* Fée), renforcé, en outre, sur la face inférieure des feuilles fertiles, par de nombreux sporanges. Ailleurs, les feuilles sont *épaisses* et *coriaces* (*Polypodium crassifolium* L., *tæniosum* Willd ; *Acrostichum coriaceum);* leurs cellules épidermiques, interrompues par de rares stomates, sont revêtues d'une cuticule épaisse. Lorsqu'à ces dispositifs protecteurs vient s'ajouter un *revêtement cireux* abondant, la résistance à la sècheresse peut devenir très grande. Le *Polypodium glaucum* Hort (*aureum* L.) est surtout remarquable sous ce rapport, bien que le limbe de ses feuilles soit relativement mince. Nous avons vu de grandes feuilles de cette espèce, coupées et abandonnées par hasard sur une table, en plein été, se conserver fraîches pendant plusieurs jours. Ce phénomène est d'autant plus surprenant, que tout le monde sait avec quelle rapidité s'opère la dessication des feuilles de la plupart des Fougères dès qu'elles sont séparées de la tige.

Les faits précédents, dont il nous serait facile de multiplier les exemples, expliquent suffisamment pourquoi les Fougères mentionnées, ne faisant pas une dépense d'eau considérable, n'exigent qu'un système radical peu développé. C'est là une organisation qui résulte de l'adaptation au milieu et dont on retrouve certains traits dans toutes les plantes soumises à ces mêmes conditions d'existence.

Connaissant l'influence de l'intensité de la croissance terminale sur la production et le développement des or-

ganes latéraux, nous devons nous attendre à trouver ceux-ci plus nombreux et plus rapprochés dans les Fougères dont la croissance est très lente. C'est en effet ce qu'on observe pour les racines de quelques Adiantum (*Ad. trapeziforme* L., *santæ Catherinæ* Lindl., *patens* Willd., *Farleyeuse* Moore), de plusieurs *Microlepia* (*M. strigosa* Prsl., *hirta* Prsl.) de l'*Odontoloma tenuifolium* Prsl., et surtout des *Platycerium* (*Pl. Alcicorne* Desv., *grande*, J. Sm.). Dans les plantes de ce dernier genre, elles sont généralement serrées les unes contre les autres.

Dans plusieurs de ces Fougères, les racines sont, à leur base, dirigées vers le sommet du rhizome. La direction oblique de ces organes, au sortir de la tige, a été signalée par M. Trécul dans plusieurs *Microlepia* (1). Nous l'avons en outre constatée dans l'*Odontoloma tenuifolium* (Pl. I, fig. 7), et dans plusieurs *Adiantum.* (*Ad. trapeziforme, peruvianum, etc.*)

Quel que soit l'intérêt de ces observations concernant le mode de végétation des Fougères, je ne saurais m'appesantir en ce moment sur ce sujet (2). J'aborderai donc immédiatement l'examen des rapports du cylindre central de la racine avec celui de la tige dans le cas où les racines sont éparses et toutes ventrales.

Les *Hymenophyllum*, les *Trichomanes*, les *Gleichenia*, les *Lygodium*, ont une structure fort simple. Leur tige est parcourue par un cylindre conducteur sans moelle, dont le bois central entremêlé d'éléments conjonctifs parenchymateux, est entouré par une zone libérienne peu épaisse, mais continue (3). Généralement, dans ces plantes, l'in-

(1) Comptes rendus de l'Académie des Sc., t. CI, 1885.

(2) Je publierai plus tard quelques observations sur la relation qui existe entre l'intensité de la croissance terminale de la tige d'une part, le nombre, le développement et la durée des feuilles et des racines d'autre part.

(3) MM. Van Tieghem et Douliot ont publié récemment plusieurs travaux dans lesquels ils admettent que la tige de certains végétaux (Primulacées, Fougères, etc.), possède *plusieurs cylindres centraux* qu'ils désignent par le nom de *stèles*. La structure de ces tiges est *polystélique*. Lorsque les cylindres centraux (faisceaux des autres botanistes) sont anastomosés en un réseau à mailles plus ou moins larges, la structure est *polystélique dialystèle*; lorsqu'ils sont fusionnés latéralement en un tube libéro ligneux à

sertion réelle des racines correspond à leur insertion apparente, elles s'échappent perpendiculairement à la direction de la tige, à une époque où l'allongement de celle-ci est achevé, où, par conséquent, les tensions antagonistes entre le cylindre central et l'écorce se font équilibre ; il en résulte que pendant son trajet intracortical la racine n'est pas entraînée vers le sommet de la tige, (P. I, fig. 8).

L'*Odontoloma tenuifolium* se rapproche beaucoup des Fougères précédentes. Il a exactement la structure découverte par M. Trécul dans le *Davallia repens* Bory (*Lindsaya repens* Kze (3). Au centre d'un anneau libéro-ligneux à bois interne plus épais au côté ventral du rhizome, il existe un massif plus ou moins considérable de tissu fondamental ou médullaire (?) qui communique avec l'écorce, au niveau du départ des feuilles, par des fentes très étroites et très courtes (Pl. I, fig. 9 et 10). Bien que l'écorce de la tige soit relativement épaisse, les racines la traversent presque normalement, comme il est facile de le constater sur des coupes transversales (fig. 10). Lorsque celles-ci passent exactement par l'axe d'une de ces racines binaires, elles comprennent la section diamétrale de la bande formée par ses deux faisceaux ligneux opposés. Le plan de ces faisceaux est transversal par rapport à l'axe de la tige mère. On peut aussi constater cette orientation de la racine en sectionnant transversalement sa portion basilaire intracorticale.

Par la constitution du système conducteur, la tige des *Odontoloma* établit le passage entre les Fougères dont le cylindre central forme un cordon axile plein et celles dont

mailles fort petites, la structure est *polystélique gamostèle*. Quand les faisceaux sont groupés en un cylindre central axile sans moelle, comme dans les Hyménophyllacées, les *Gleichenia* et les *Lygodium*, la structure est *monostélique*. En adoptant cette manière de voir et en l'appliquant aux Fougères, on peut caractériser la structure de ces plantes à l'aide d'un petit nombre de termes commodes que nous aurons l'occasion d'indiquer en notes dans la suite de ce travail.

[Voir : *Sur les tiges à plusieurs cylindres centraux* (Bull. Soc. bot de France, 1886). — *Sur la Polystélie* (Ann. sc. nat., 1887)].

(1) *Observations sur la structure du système vasculaire dans le genre Davallia et en particulier dans le Davallia repens*. Comptes rendus, 1885.

le cylindre central forme un tube creux, séparé d'une moelle centrale par un endoderme interne, tel qu'on l'observe dans beaucoup de Fougères, notamment dans les *Microlepia* (1), (Pl. I, fig. 11). J'ai étudié la structure de ce tube libéro-ligneux dans les *Microlepia hirta*, *Novae Zeelandiæ* J. Sm., dans le *Leucostegia immersa* Prsl. Il est formé de plusieurs faisceaux bicollatéraux fusionnés latéralement.

Les racines exclusivement ventrales de ces espèces se comportent en tous points comme celles des *Odontoloma*.

Suivant Karsten, Mettenius, de Bary, la structure que nous venons de signaler dans les *Microlepia*, existe aussi dans plusieurs autres Davalliées (*Dennstædtia tenera* Moore, *scandens* Moore, *davallioïdes* Moore, *punctiloba* Moore), dans quelques *Phegopteris*, ainsi que dans les *Polypodium Wallichii* R. Br. et *conjugatum* Klfs. Bien que nous n'ayons pu nous procurer ces espèces, leurs affinités naturelles nous permettent de présumer qu'elles ont des racines ventrales éparses comme les *Microlepia*.

Nous avons découvert dans plusieurs *Adiantum* (*Adiantum trapeziforme*, *Farleyense*, *patens*), la même structure légèrement modifiée, en ce que les fentes foliaires dorsales sont un peu plus grandes et plus rapprochées que dans les exemples précédents. Les racines émanent également toutes de la face ventrale du système fasciculaire tubuleux ; mais, au lieu de s'en échapper à angle droit, le faisceau radical prend généralement une direction très oblique dans l'écorce de la tige et pénètre dans la racine correspondante à 1 ou 2^{mm} en avant de son insertion (pl. I, fig. 12).

Les *Acrostichum*, la plupart des *Polypodium*, tous les *Platycerium* et quelques Fougères dorsiventrales appartenant à d'autres genres ont une structure bien différente : l'appareil conducteur de la tige y est disposé en un réseau

(1) C'est-à-dire le passage de la structure monostélique à celle qu'on pourrait appeler *gamostélique solénoïde* ou *solénostélique*.

à mailles inégales (1). L'insertion des racines offre dans ce cas quelques variations.

Dans la plupart de ces Fougères, l'irrégularité du système fasciculaire est très grande. Le tube libéroligneux des espèces précédentes est remplacé par plusieurs faisceaux dont l'ensemble forme, sur la section transversale, un cercle ou une ellipse souvent un peu aplatie supérieurement. Les mailles ventrales du réseau fasciculaire sont, en général, moins irrégulières que ses mailles dorsales ou latérales. L'irrégularité plus grande de ces dernières est due au départ des faisceaux foliaires et des faisceaux gemmaires. Les mailles peuvent, de plus, être inégales aux deux faces du rhizome: tantôt les mailles dorsales sont plus étroites et plus courtes que les mailles ventrales (beaucoup de *Polypodium*), tantôt c'est l'inverse qui a lieu (*Platycerium*, *Polypodium tæniosum*).

Dans le *Platycerium Alcicorne*, le réseau ventral est formé de gros faisceaux reliés par des anastomoses de plus en plus obliques, à mesure qu'on se rapproche des flancs du rhizome (pl. I, fig. 13). Ces faisceaux ventraux au nombre de cinq à sept sont peu sinueux et très rapprochés. Les nombreuses racines qu'ils portent sont par suite disposées en cinq à sept séries longitudinales. La distance entre deux séries voisines est de 1^{mm} environ; celle qui sépare deux racines consécutives d'une même série varie de 2 à 3^{mm}. Les faisceaux du côté dorsal sont beaucoup plus grêles et disposés moins régulièrement. C'est ce que l'on voit sur la figure 14, pl. I, qui, outre les faisceaux caulinaires, montre un jeune bourgeon (*b*), la base d'une feuille (*f*) et un arc de faisceaux foliaires (*f'*) pendant leur trajet intracaulinaire.

Dans le *Polypodium tæniosum*, les mailles ventrales sont également beaucoup plus petites, mais moins régulières que les mailles dorsales.

Dans plusieurs *Acrostichum* et dans la plupart des *Poly-*

(1) Leur structure serait *dictyostélique irrégulière*.

podium, la portion ventrale ou radicifère du réseau libéro-ligneux diffère moins de la portion dorsale ou foliifère et de la portion latérale ou gemmifère. La différence la plus constante consiste en ce que les mailles ventrales sont plus larges et plus longues que celles des deux autres régions.

Les racines de ces plantes partent principalement des nœuds (1) du réseau ventral, mais il en naît également sur les portions libres des faisceaux qui limitent les mailles. L'*Acrostichum coriaceum* Wall. nous a montré la plupart de ses racines disposées suivant deux lignes longitudinales un peu au-dessous du plan dorsiventral, qui diviserait la tige en deux demi-cylindres égaux, mais on en trouve, en outre, quelques-unes sur le milieu de la face inférieure (pl. I, fig. 15).

Suivant M. Conwentz (2), toutes les racines du *Polypodium vulgare* L. s'implantent sur trois faisceaux *caulinaires plus volumineux* que les faisceaux voisins et occupant le milieu de la face ventrale du rhizome ; tout le reste du réseau serait constitué par des *traces foliaires*. Des dissections faites avec le plus grand soin, de nombreuses coupes longitudinales et transversales nous ont démontré : 1° que le réseau tout entier est formé par des faisceaux caulinaires ; 2° que les trois faisceaux occupant le milieu de la face inférieure ne sont pas plus gros que leurs voisins immédiats, qui *portent également des racines* (pl. I, fig. 16). Seul le faisceau dorsal médian est généralement un peu plus volumineux que les autres et ce fait, déjà connu de plusieurs botanistes (3), mérite néanmoins d'être signalé à nouveau, car il a été nié récemment par M. Klein (4) (pl. I, fig. 17).

Dans plusieurs Polypodiacées dont la tige possède deux larges faisceaux, l'un dorsal, l'autre ventral, reliés par des

(1) Nous donnons le nom de nœud au lieu de réunion de deux ou plusieurs faisceaux.
(2) *Botan. Zeit.* 1875.
(3) Hofmeister, Stenzel, Mettenius, de Bary.
(4) *Ueber Bau u. Verzweigung einiger dorsiventral gebauter Polypodiaceen.* (Nova acta acad. Leop, 1881.)

branches obliques, les racines naissent le plus souvent de la face inférieure du gros faisceau ventral (*Acrostichum Lingua* Rddi., *brevipes* Kze., *Aspidium coriaceum* Sw., *albo-punctatum* Bory); parfois, chacune des fortes branches anastomotiques latérales émet une racine près du lieu où elle quitte le faisceau ventral (*Asplenium obtusifolium* (1). Ces espèces présentent, on le voit, une tendance marquée vers la localisation des racines. Elles établissent ainsi la transition entre les Fougères à racines ventrales éparses et les Fougères à racines ventrales localisées, que nous allons étudier.

b. — Racines ventrales localisées.

Tous les *Davallia* de la section *Eudavallia* dans lesquels on connaît exactement l'insertion des racines, ont ces organes localisés sous la base ou à côté de la base d'un rameau latéral (*R. sous-gemmaires* ou mieux *latéro-gemmaires*).

La disposition des faisceaux de la tige a été indiquée par Mettenius et par de Bary (1) dans plusieurs de ces plantes (*Davallia parvula* Wall., *pedata* Sm., *heterophylla* Sm., *bullata* Wall., *dissecta* J. Sm., *elegans*, *pyxidata* Cav., *canariensis* Sm.). La description trop sommaire qu'ils en donnent *sans mentionner le départ des racines*, a été complétée depuis par M. Trécul (2) sur les *Davallia pentaphylla* Bl., *stenocarpa*, *elegans* et *canariensis*. J'ai pu me procurer cette dernière espèce, ainsi que le *D. Mariesii* Bak., dont j'ai étudié les tiges éclaircies par la potasse et l'eau de Javel et colorées par la fuchsine ammoniacale.

Les feuilles des *Davallia* énumérés sont bisériées au côté dorsal d'un rhizome rampant généralement à la surface du substratum. Leur insertion étant oblique d'arrière en avant et de haut en bas, il y a lieu de distinguer un *bord*

(1) Mettenius. *Ueber den Bau von Angiopteris.* — De Bary, *Vergleichende Anatomie.*
(2) *Comptes rendus.* 1885.

postérieur ou *cathodique* et un *bord antérieur* ou *anodique* dans le moignon infra-pétiolaire, qui demeure sur la tige après la chute de la feuille (pl. I, fig. 18). Un peu en avant et au-dessous du bord antérieur de chaque feuille on trouve toujours un rameau latéral (*g*), qui très souvent demeure rudimentaire. Sous ce même bord, par conséquent au côté ventral du rhizome, il existe de deux à huit racines disposées en une seule rangée à peu près transversale Pl. I, fig. 18, *r*.).

Pour la description du système conducteur nous emprunterons quelques passages au travail de M. Trécul, en y intercalant les indications relatives à nos dessins et les résultats de nos propres observations, qui, en certains points, diffèrent un peu de ceux annoncés par ce botaniste et par Mettenius.

« Il y a dans la région centrale de la tige deux faisceaux principaux, placés à quelque distance l'un au-dessus de l'autre et parallèlement. » (Pl. I, fig. 19 *d* et *v*.) « Outre ces deux faisceaux, la coupe transversale en montre d'autres beaucoup plus grêles, en nombre variable, qui sont disposés de chaque côté suivant une courbe souvent plus saillante vers la face supérieure du rhizome que vers la face inférieure... Ces faisceaux grêles forment un réseau étendu entre l'insertion des frondes superposées. » (Pl. I, fig, 19.) « Ce réseau est relié çà et là, d'un côté avec le faisceau principal supérieur de la tige, de l'autre côté avec le faisceau principal inférieur. Il est relié, en outre, par en haut avec les faisceaux de la fronde, par en bas avec ceux qui donnent insertion au bourgeon. » (Pl. I, fig. 21, *a*, *c*. *i* et *gs*.).

Chaque pétiole reçoit de la tige deux gros faisceaux latéraux antérieurs (*c*, *a*) et un, deux ou trois faisceaux dorsaux (*i*) beaucoup plus grêles. Ceux-ci prolongent des faisceaux du réseau sous-jacent et sont reliés entre eux et avec les pétiolaires latéraux ; ils manquent dans les plus petites feuilles. Le faisceau pétiolaire latéral cathodique (*c*) est toujours inséré directement sur le faisceau caulinaire

dorsal (*d*), très près du lieu d'origine du faisceau gemmaire supérieur (*gs*). Le pétiolaire latéral anodique (*a*) s'embranchait de même sur le faisceau ventral (*v*) dans les exemplaires étudiés par Mettenius et par M. Trécul ; mais, dans ceux que j'ai examinés, il se continuait inférieurement par un faisceau caulinaire latéro-ventral (*f*) qui sépare les deux mailles sous-jacentes les plus voisines. Non loin de sa base, ce faisceau pétiolaire envoie une branche (*b*) plus ou moins longue au faisceau gemmaire supérieur situé au devant de lui.

« Au bas de chaque mérithalle, dit M. Trécul, il y a dans la tige, deux faisceaux obliques qui aboutissent au bourgeon: l'un (*gs*), est inséré sur le faisceau principal supérieur (*d*); l'autre (*gi*) sur le faisceau principal inférieur (*v*) ». Suivant Mettenius (1) ces deux faisceaux gemmaires s'unissent toujours par leur extrémité et forment ainsi une anse courbe ou coudée, limitant avec les faisceaux principaux, des mailles foliaires très régulières. M. Trécul admet également l'union de ces faisceaux « quand il n'y a pas de bourgeon au-dessus d'eux ». Je n'ai jamais eu l'occasion d'observer ce fait. Même, alors que le bourgeon paraissait manquer complètement, j'ai toujours vu ces faisceaux gemmaires se terminer librement mais très près l'un de l'autre, sous un groupe de petites cellules représentant certainement un sommet végétatif dont l'activité était complètement éteinte ou peut-être momentanément suspendue.

Quand le rameau est bien développé, il tient à la tige mère par une base très grêle (Pl. I, fig. 18); les deux faisceaux gemmaires y entrent sans s'unir, et deviennent respectivement le faisceau dorsal et le faisceau ventral du rameau. C'est dans son trajet intracaulinaire, avant de pénétrer dans le rameau, que le faisceau gemmaire inférieur donne insertion aux racines. Cette relation des racines latérales de la tige avec le bourgeon né sur celle-ci, n'est pas sans

(1) *Ueb d. Bau von Angiopteris.*

analogie avec ce qu'on observe dans les *Marsilia, Pilularia, Azolla, Selaginella* dont les racines naissent toujours près de la base de bourgeons demeurés stationnaires ou développés normalement en rameaux. Les mêmes rapports de positions ont été signalés par Beijerinck (1) dans quelques Phanérogames.

Il convient peut-être de rapprocher des *Eudavallia* à racines sous-gemmaires, plusieurs *Trichomanes* (*Tr. radicans* Sw., *speciosum* W., *venustum* Desv.) cités par Mettenius (2) « chez lesquels la base des rameaux latéraux (*der Anfang der Seitensprosse*) donne assez souvent naissance à une racine ». Cette assertion me semble un peu vague. Elle n'indique pas si le cylindre central de la racine est inséré sur celui de la tige ou sur celui du rameau. Les matériaux nécessaires pour vérifier cette insertion m'ayant fait défaut, je ne puis garantir la légitimité du rapprochement que je viens de proposer. Néanmoins il est permis de croire qu'il se confirmera car les rameaux latéraux de ces *Trichomanes* occupent, par rapport aux feuilles, la même position que ceux des *Eudavallia*.

B. *Racines insérées sur tout le pourtour du rhizome, mais plus nombreuses sur sa face inférieure.*

La disposition des racines que nous allons étudier maintenant existe chez un grand nombre de Fougères, parmi lesquelles nous trouverons des espèces qui, par l'arrangement de leur appareil conducteur, établissent la transition entre les Fougères dont les mailles sont inégales, sans correspondance avec les feuilles, et les Fougères où chaque feuille correspond à une maille d'un réseau caulinaire régulier (3).

Le *Lithobrochia Vespertilionis* Prsl. (*Pteris incisa* Thbg.)

(1) *Beobachtungen und. Betrachtungen über Wurzelknospen und Neben-Wurzeln* (Verœffent. durch die Kœn-Akad. d. Wiss. zu Amsterdam, 1886.)

(2) *Ueb. die Hymenophyllaceæ* (Abh d. kœn. sæchs. Gesell d. Wiss, 1865, p. 407.)

(3) C'est-à-dire le passage des Fougères à structure *dictyostélique irrégulière* aux Fougères à structure *dictyostélique régulière*.

possède, dans son rhizome rampant, un système fasciculaire tubuleux comme celui des *Microlepia*. Une section transversale au milieu d'un entre-nœud, montre, autour d'une moelle formée par inclusion du parenchyme fondamental, un anneau libéro-ligneux continu constitué par un cercle de deux ou trois rangs de vaisseaux, doublé sur ses deux faces par une zone libérienne, par un péricycle en général simple et une assise endodermique. Des racines peu nombreuses sont insérées, sans ordre apparent, sur la face externe du tube libéro-ligneux, mais toujours en regard des groupes vasculaires primordiaux et principalement au côté inférieur du rhizome, dont la dorsiventralité ne se manifeste clairement que par la disposition des feuilles en deux rangées dorsales. Dans ce cas, la dorsiventralité de la tige est purement morphologique.

Il en est autrement dans une Ptéridée de nos pays, dans le *Pteris aquilina* L., dont la singulière structure est bien connue depuis les travaux de Hofmeister, Stenzel, Trécul et Terletzki (1). Cette plante est dorsiventrale tant au point de vue morphologique qu'au point de vue anatomique. Le rhizome horizontal porte deux rangs de feuilles dorsales; sa structure, considérée dans une section transversale au milieu d'un entre-nœud, est symétrique par rapport à un plan vertical médian, tandis que tout autre plan perpendiculaire au précédent partage la section en deux parties dissemblables. Les descriptions détaillées et les nombreuses figures publiées par les botanistes précités (2) sont généralement très exactes et nous dispensent de nous arrêter sur ce sujet.

La plupart des racines, assez rares chez cette plante, s'échappent du côté ventral de la tige; mais quelques-unes naissent également de son côté *dorsal*. Elles sont toujours insérées sur le réseau à longues mailles formé par les fais-

(1) Terletzki : *Anatomie der Vegetationsorgane von Struthiopteris germanica* Willd. *und Pteris aquilina* L., 3 pl. (Pringsl. Jahrb. XV, 1884).

(2) Voy. en outre les traités classiques de botanique de Sachs, Van Tieghem, ainsi que R. Gérard; *Traité pratique de micrographie*. Pl. XVII, fig. 4, 4.

ceaux corticaux qui entourent le système fasciculaire central. Les faisceaux de ce réseau périphérique ont une structure particulière, assez rare dans les Fougères. Leur section transversale est tantôt circulaire, tantôt elliptique et ayant alors une forme plus ou moins allongée, suivant qu'ils sont simples ou géminés. Les premiers ont leurs vaisseaux primordiaux (protoxylème) au centre d'un massif ligneux circulaire; les seconds, qui résultent de la fusion de deux faisceaux simples, ont ces mêmes vaisseaux répartis en deux groupes aux foyers de l'ellipse formée par le bois. Dans les faisceaux complètement différenciés, chaque groupe de protoxylème est ordinairement accompagné d'une lacune étroite qui semble due à la résorption de plusieurs éléments vasculaires primordiaux. Cette disposition du protoxylème a été considérée, à tort, comme la plus fréquente chez les Fougères. Je ne l'ai rencontrée que dans le *Pteris aquilina,* dans plusieurs Hyménophyllacées et dans une Cyathéacée que je décrirai plus loin. Il se peut qu'elle existe également dans les faisceaux extérieurs du *Polybotria Meyeriana* Mett. D'après Mettenius (1), cette Acrostichacée se rapproche du *Pteris aquilina* par la disposition de ses faisceaux caulinaires en deux cercles, dont l'externe seul donne insertion aux racines.

On sait qu'au centre de la tige du *Pteris aquilina,* il y a un large faisceau ventral creusé en gouttière et surmonté par deux ou trois faisceaux moins volumineux reliés irrégulièrement entre eux et avec les bords de la gouttière ventrale. Une disposition analogue existe dans le *Davallia Mooreana Mast.* et dans plusieurs *Adiantum.*

Le rhizome horizontal du *Davallia Mooreana* porte deux séries dorsales de feuilles alternes. A chaque feuille correspond habituellement un bourgeon situé un peu en arrière de l'insertion foliaire. De nombreuses racines s'échappent non seulement du côté inférieur du rhizome, comme dans les *Microlepia,* mais encore de ses flancs et de sa face supérieure.

(1) Ueb. den Bau von Angiopteris, p. 559.

Le système libéro-ligneux caulinaire se compose d'un faisceau ventral formant une large gouttière (Pl. I, fig. 22, 23 et 24, *v*) à concavité supérieure et d'un faisceau dorsal (*d*) bien moins volumineux, à section elliptique, qui s'anastomose alternativement à droite et à gauche avec les bords de la gouttière ventrale et délimite ainsi deux séries dorsales de mailles foliaires très régulières.

Chaque feuille reçoit deux faisceaux qui partent, à la même hauteur, l'un, *f'*, du faisceau caulinaire dorsal, l'autre, *f*, du bord de la gouttière ventrale. Ces deux faisceaux confluent en un seul dans la base du pétiole. Le système conducteur du bourgeon (*g*) s'embranche, par un tronc simple, sur le bord correspondant de la gouttière ventrale, près de la base de la maille foliaire.

Les sections transversales du rhizome présentent des particularités qui, je crois, n'ont été signalées dans aucune autre Fougère. Autour du cylindre central, représenté dans les entre-nœuds par la section de la gouttière et du faisceau dorsal (Pl. I, fig. 23, *v*, *d*), on trouve de 10 à 12 faisceaux grêles (*r*) disposés tantôt sans ordre apparent, tantôt plus ou moins nettement suivant deux circonférences concentriques. Souvent on n'en rencontre que trois ou quatre dans la moitié supérieure de la section, tandis qu'il y en a de six à huit dans la moitié inférieure. Cette différence est en rapport avec l'inégal développement des deux faisceaux caulinaires. Ces petits faisceaux sont des sections de cordons libéro-ligneux à structure *concentrique*, qui, partis de la face externe des faisceaux caulinaires, parcourent dans l'écorce un trajet oblique ascendant de 7 à 8^{mm} et s'échappent ensuite de la tige pour constituer les cylindres centraux d'autant de racines (Pl. I, fig. 22, *r*).

Lorsque la coupe passe immédiatement en arrière de la maille foliaire, c'est-à-dire par l'anastomose de la gouttière avec le faisceau dorsal (à la base de la fig. 22), celui-ci manque dans la section transversale et la gouttière apparaît profondément excavée. Un peu plus haut dans la partie inférieure d'une maille on retrouve la gouttière moins

profonde, le faisceau dorsal qui vient de s'en détacher et le faisceau gemmaire situé latéralement (fig. 24, *g*). Enfin au niveau du tiers supérieur de la maille, la section rencontre les deux faisceaux caulinaires et les deux pétiolaires (*f*, *f'*). Toutes ces coupes successives montrent toujours dans le parenchyme cortical, un grand nombre de faisceaux radicaux qui donnent aux sections transversales de cette tige leur caractère particulier.

La structure que nous venons de décrire peut être comparée à celle des *Eudavallia* simplifiée par la réduction, à deux, du nombre des faisceaux caulinaires et par la suppression des faisceaux pétiolaires dorsaux; mais, d'autre part, elle se complique par l'existence des faisceaux radicaux que leur structure concentrique et leur trajet intracortical très long pourraient faire prendre pour des faisceaux caulinaires et que l'on serait tenter d'assimiler, par exemple, à ceux qui forment le réseau cortical très irrégulier du *Polybotria Meyeriana*, si l'on s'en rapportait uniquement à l'examen d'un petit nombre de coupes transversales (1).

On a vu plus haut que certains *Adiantum* (*Adiantum trapeziforme*, *Farleyense*) ne possèdent que des racines ventrales implantées sur un appareil conducteur tubuleux à fentes foliaires étroites. D'autres espèces du même genre (*Adiantum macrophyllum* Sw., *peruvianum* Kl.) se rapprochent au contraire du *Davallia Mooreana* par la disposition des faisceaux caulinaires et des racines, mais la plupart des *Adiantum* ont un système libéro-ligneux à mailles plus ou moins grandes, assez régulières et correspondant à des feuilles spiralées. Leur structure tend à devenir symétrique par rapport à l'axe de croissance. Dans ce cas, les racines sont tantôt éparses sur toute la surface de la tige et n'ont aucune relation avec les feuilles (*Adiantum Capillus Veneris* L., *assimile* Sw., *excisum* Kze.), tantôt loca-

(1) La tige et le pétiole du *Davallia Mooreana* renferment des cellules scléreuses cristalligènes fort curieuses que j'ai décrites dans le Bulletin de la Société botanique de Lyon, mai 1886.

lisées à la base des mailles foliaires, au-dessous des faisceaux pétiolaires (*Adiantum gracillimum* Moore, *néoguineense* Moore, *Edgeworthii* Hook). Sous ce rapport ces dernières espèces ressemblent à certains *Pteris* et *Gymnogramme* avec lesquels nous les étudierons.

Cette diversité de la structure caulinaire est de nature à nous surprendre dans un genre dont l'homogénéité est reconnue de tous les botanistes : la nervation des pinnules est universellement flabelliforme, les sores marginaux sont presque toujours interrompus ; dans la grande majorité des espèces le port est tout à fait caractéristique et le rhizome *rampe* horizontalement *dans* le sol.

L'*Adiantum macrophyllum* Sw. et l'*Ad. peruvianum* Kl., qui diffèrent l'un de l'autre à beaucoup d'égards, ont néanmoins leur système fasciculaire disposé suivant un même type qui rappelle celui du *Davallia Mooreana.* Le premier appartient à la section *Synechia* (Fée) ou *Adiantum à sores continus;* il a des feuilles simplement pennées à grandes folioles opposées; le second est de la section *Apotomia* (Fée) ou *Adiantum à sores interrompus*; ses feuilles sont composées à plusieurs degrés.

Le rhizome souterrain de ces plantes est dorsiventral et porte deux rangs de feuilles sur son côté supérieur. Le système conducteur de la tige, examiné longitudinalement se montre formé par une large gouttière ventrale à convexité inférieure et par un ou deux faisceaux dorsaux beaucoup moins volumineux. Quand il n'y a qu'un seul faisceau dorsal, sa course est régulièrement sinueuse; il se rapproche alternativement à droite et à gauche, de la gouttière ventrale ; mais au lieu de la rejoindre, comme il arrive dans le *Davallia Mooreana*, il s'y relie par une courte branche qui s'abaisse obliquement d'avant en arrière (Pl. I, fig. 25 *b*). Il en résulte deux séries dorsales de mailles régulières qui émettent chacune deux faisceaux pétiolaires (*f*). Quand il y a deux faisceaux caulinaires dorsaux, leur course est moins sinueuse; ils sont reliés d'une part entre eux par des anastomoses transverses ou

obliques inégalement distantes, d'autre part avec le bord correspondant de la gouttière ventrale comme dans le cas précédent. On a par conséquent une série médiane de mailles irrégulières et deux séries latérales de mailles égales (1). Ces dernières seules donnent attache aux faisceaux pétiolaires. De ces deux modifications, qui peuvent exister dans la même espèce, la première semble plus fréquente chez l'*Adiantum macrophyllum*, la seconde chez l'*Adiantum peruvianum*.

Les faisceaux qui se rendent aux racines, sont insérés en grand nombre sur toute la face externe de la gouttière ventrale; on en trouve aussi sur le côté supérieur des faisceaux dorsaux. Ils sont toujours disposés sans régularité. La longueur de leur trajet intracortical obliquement ascendant n'atteignant pas 2^{mm}, il s'en suit qu'une coupe transversale quelconque ne renferme pas nécessairement des sections de ces faisceaux, tandis que celles-ci existent toujours dans toute coupe transversale de la tige du *Davallia Mooreana*.

Bien qu'elles possèdent des racines au côté supérieur du rhizome, les Fougères que nous venons de décrire sont dorsiventrales à tous les points de vue : toutes les feuilles sont dorsales, la plupart des racines sont ventrales ; de plus, la disposition des faisceaux est bien différente dans les deux moitiés superposées du rhizome horizontal. Nous allons maintenant étudier quelques espèces où ce dernier caractère (*dorsiventralité anatomique*) disparait complètement, pendant que le premier (*dorsiventralité morphologique*) persiste plus ou moins.

L'espèce qui nous a offert le plus d'intérêt sous ce rapport est une Acrostichacée terricole, l'*Olfersia cervina* Kze.

L'insertion des feuilles normalement développées sur le côté supérieur et les flancs du rhizome rampant, celle du plus grand nombre des racines au côté inférieur, font

(1) On peut dire que la structure est *dictyostélique* dans la moitié dorsale et *gamostélique* ou *hémisolénostélique* dans la moitié ventrale du rhizome.

croire à première vue que cette Fougère est nettement et complètement dorsiventrale comme la plupart de ses congénères. Un examen plus attentif montre que les feuilles dorsales et latérales ne sont pas biseriées, mais disposées suivant plusieurs lignes obliques parallèles qui font partie d'une même spire phyllotaxique; qu'en outre, il existe, au côté inférieur, des feuilles rudimentaires ou avortées, appartenant aux mêmes cycles que les feuilles supérieures normalement développées. Le rhizome est donc dorsiventral par avortement des feuilles nées sur sa face inférieure.

L'examen anatomique conduit même à dire que, dans ce cas, la dorsiventralité morphologique n'existe qu'en apparence. Le rhizome ayant un diamètre de 4 à 5^{mm} (dans les exemplaires jeunes que j'ai pu étudier), renferme quatre faisceaux principaux anastomosés en mailles longues de un centimètre à un centimètre et demi. Ces mailles sont régulières et partout à peu près égales. Les deux tiers inférieurs de chaque maille sont occupés par un réseau irrégulier de faisceaux très grêles, issus des bords de la maille, c'est-à-dire des faisceaux principaux, et disposés sur la même circonférence que ces derniers (Pl. I, fig. 27, 28). C'est de ce réseau irrégulier qu'émanent les faisceaux pétiolaires dorsaux (*f'*,): au niveau du tiers supérieur de la maille foliaire, ils quittent le cylindre central pour se déjetter dans la base du pétiole. Celui-ci reçoit en outre deux gros faisceaux latéraux antérieurs qui partent directement des faisceaux principaux limitant la maille et qui s'unissent pendant leur trajet intracortical, par une ou deux courtes branches, au faisceau le plus voisin du réseau intrapétiolaire à petites mailles irrégulières (fig. 28, *f*.)

Les racines sont toutes rattachées aux gros faisceaux du réseau principal et en plus grand nombre à ceux qui en occupent le côté inférieur. Leur position par rapport aux feuilles n'est d'ailleurs soumise à aucune règle fixe (fig. 27, pl. I).

La tendance vers la symétrie axile, que nous venons de

constater dans l'*Olfersia cervina* est beaucoup plus marquée dans plusieurs *Adiantum* et dans l'*Onoclea sensibilis* L.

Beaucoup d'*Adiantum* (*Ad. Capillus-Veneris, excisum, assimile*, etc.) possèdent un rhizome horizontal peu enterré, abondamment ramifié, portant des feuilles qui se dressent dans l'air en touffes élégantes. De même que dans l'*Olfersia*, certaines feuilles avortent ou ne prennent qu'un très faible développement. Les racines éparses sur toute la surface du rhizome et de ses branches sont un peu plus nombreuses au côté inférieur qu'au côté supérieur. Elles émanent d'un réseau fasciculaire presque régulier dont les mailles sont toujours très étroites et plus ou moins longues suivant que la croissance du rhizome a été plus ou moins rapide. Dans l'*Ad. Capillus-Veneris*, leur largeur est de 1^{mm} à 1^{mm} 1/2, tandis que leur longueur peut dépasser 1 c. 1/2 (pl. II, fig. 1). Au tiers ou à la moitié de sa hauteur, chaque maille émet deux faisceaux foliaires (*f*.). Ceux-ci quittent le réseau caulinaire sensiblement au même niveau dans les rhizomes à entrenœuds courts; mais dans ceux dont la croissance rapide a eu pour effet d'allonger considérablement les mailles foliaires, l'un de ces faisceaux s'insère un peu plus bas que l'autre; c'est tantôt le faisceau de gauche, tantôt celui de droite, suivant que la spirale foliaire est *sinistrosum* ou *dextrorsum*.

Les faisceaux radicaux sont insérés à des intervalles inégaux sur le milieu de la face externe des faisceaux qui limitent les mailles; on en trouve parfois deux ou trois assez rapprochés au niveau des anastomoses des faisceaux caulinaires, mais sans qu'on puisse jamais constater aucune de ces relations de position et de nombre qui sont réalisées dans la plupart des Fougères à feuilles régulièrement spiralées.

L'*Onoclea sensibilis* présente les mêmes caractères que les *Adiantum* précédents, mais ses mailles sont plus larges et plus longues et aussi plus égales (pl. II, fig. 2). Sous ce

rapport, il établit, mieux que ces derniers, la transition des Fougères dorsiventrales aux Fougères à symétrie axile, dont nous allons nous occuper maintenant.

2. — Tige symétrique par rapport à l'axe de croissance, portant des racines sans correspondance avec les feuilles.

Avant d'étudier la disposition des racines, il est nécessaire d'indiquer les différentes manières d'être de la tige dans les Fougères à symétrie axile.

Quelquefois la tige est grêle, allongée et rampe horizontalement dans la terre (*Phegopteris* de nos pays, *Aspidium Thelypteris*, *Cystopteris montana*, *Adiantum neoguineense*, etc.); ailleurs, elle est courte, relativement épaisse et s'élève obliquement dans le sol ou dans l'air (*Aspidium*, *Nephrodium*, *Asplenum*, *Scolopendrium*, certains *Pteris*, *Blechnum Spicant*) ; souvent, enfin, elle se dresse verticalement et forme alors tantôt une souche peu élevée (*Ceterach*, *Adiantum Edgeworthii*, *Nephrolepis*, *Diplazium*, *Asplenum Nidus*, *Struthiopteris*, plusieurs *Pteris*, *Osmunda*, *Didymochlœna*, *Todea*, *Cibotium*), tantôt une colonne plus ou moins haute (*Blechnum brasiliense*, *Lomaria*, *Alsophila*, *Cyathea*, *Balantium*, etc.).

Quelle que soit, dans ce cas, la direction de la tige, toujours ses feuilles sont régulièrement spiralées, toujours sa structure est symétrique par rapport à l'axe de croissance. Cela est facile à voir dans les tiges dressées et même dans certains rhizomes obliques ou horizontaux. Mais souvent la symétrie axile est moins évidente et il faut un examen attentif pour la constater. Prenons pour exemple de ce dernier cas le *Phegopteris calcarea* et l'*Aspidium violascens*.

La première de ces plantes possède un rhizome souterrain horizontal très grêle et ramifié en forme de dichotomie répétée. La longueur des entre-nœuds peut varier de 7mm à plusieurs centimètres, suivant l'époque de l'année

où ils se sont développés et selon que la plante a végété dans un terrain caillouteux peu fertile ou dans un sol meuble et riche en humus. Dans les rhizomes à longs entrenœuds, on observe souvent des torsions ou des déviations, qui masquent la disposition spiralée des feuilles ; mais d'abondantes récoltes de plantes ayant végété dans des conditions différentes, fournissent toujours des exemplaires à entre-nœnds relativement *fort courts* (7 à 10^{mm}) sur lesquels il est facile de constater que les feuilles sont disposées régulièrement suivant la divergence 2/5. Ce que nous venons de dire du *Phegopteris calcarea* s'applique à peu près exactement à ses congénères de nos contrées, ainsi qu'à l'*Aspidium Thelypteris* Sm. (*Phegopteris polypodioides* Fée) (pl. II, fig. 3).

On vient de voir comment, dans une tige grêle, le raccourcissement des entre-nœuds facilite la détermination de la spirale foliaire. Cette condition avantageuse, dans le cas précédent, augmente souvent la difficulté, quand il s'agit de Fougères dont la tige, assez volumineuse, s'élève obliquement dans le sol ou dans l'air.

Il en est ainsi dans l'*Aspidium violascens* Lk. (*Nephrodium molle* Sw.) que je vais décrire. J'ai choisi à dessein un rhizome étendu presque horizontalement à la surface du sol. A première vue, on pourrait croire que ce rhizome est nettement dorsiventral. Quand on l'examine en place, on n'aperçoit sur sa partie postérieure que des tronçons pétiolaires de feuilles disparues et, sur sa partie antérieure, vers le bourgeon terminal, plusieurs feuilles vivantes, qui se dressent verticalement. Ces organes semblent disposés sans ordre sur la face supérieure et sur les flancs du rhizome. La brièveté des entre-nœuds, le revêtement pileux et les particules terreuses qui cachent la surface de la tige, empêchent de pousser plus loin cet examen superficiel. Mais si l'on déracine la plante et qu'on l'examine après l'avoir débarrassée de la terre qui adhère à la tige et aux racines, on voit : 1° que la face du rhizome appliquée sur le sol a produit un grand nombre de feuilles dont les pétio-

les ont contourné ses flancs pour se dresser verticalement dans l'air ; 2° que beaucoup de racines, implantées au côté supérieur de la tige, ont cheminé dans le revêtement pileux, entre les bases des pétioles, pour gagner le sol (pl. II, fig. 4). Il suffira ensuite de couper les feuilles et les racines près de leur insertion pour voir que ces organes sont disposés très régulièrement tout autour du rhizome (pl. II, fig. 5). Enfin la préparation du squelette libéro-ligneux et l'examen microscopique d'une coupe transversale achèveront de montrer que la symétrie est axile. Dans le cas présent, la direction horizontale de la tige n'exerce donc aucune influence ni sur sa structure anatomique, ni même sur la position des membres latéraux. Une foule d'autres Fougères pourraient servir à démontrer ce fait. Je me bornerai à citer l'*Asplenum Adiantum nigrum* L., une de nos espèces les plus communes, où il est également très évident.

Dans les Fougères à symétrie axile, les racines sont habituellement localisées près de la base des feuilles et disposées souvent avec la même régularité que ces dernières : *elles correspondent aux feuilles*.

Cette règle de position des racines souffre cependant quelques exceptions. C'est ainsi que nous avons constaté le *défaut de correspondance* entre les racines et les feuilles dans *Allosorus crispus* Bhdi, *Aspidium Serra*, *Pteris longifolia* L., *Aneimia fraxinifolia* Rddi. et *Alsophila eriocarpa* Fée. A cet égard, ces plantes se rapprochent de celles qui sont décrites à la fin du paragraphe précédent.

L'*Allosorus crispus*, l'*Aspidium Serra*, le *Pteris longifolia*, l'*Alsophila eriocarpa*, ont les racines disséminées sans ordre et en même quantité sur tout le pourtour de la tige ; dans l'*Aneimia fraxinifolia*, elles sont disposées à peu près régulièrement en cinq séries longitudinales.

Le rhizome presque vertical de l'*Allosorus crispus* porte des feuilles spiralées suivant la divergence 3/8. Les faisceaux caulinaires, assez volumineux, y sont unis en un réseau à petites mailles fusiformes, émettant chacune, à

sa base, un seul faisceau foliaire à section réniforme (Pl. II, fig. 6). Chaque entre-nœud produit plusieurs racines disposées sans régularité et plus souvent près du bord des faisceaux caulinaires que sur le milieu de leur face externe. Cette disposition est loin de concorder avec celle qui a été indiquée et figurée par Duval-Jouve (1). Suivant ce botaniste, il n'y a qu' « une racine médiane au-dessus du point d'insertion » du pétiole. On verra plus loin comment cette implantation de la racine sur le pétiole même a pu être admise par Duval-Jouve, dans les Fougères où la direction oblique ascendante du faisceau radical peut induire en erreur. Mais, dans l'*Allosorus crispus*, cette méprise est d'autant plus incompréhensible que le faisceau radical est rarement dans le plan médian de la feuille et, qu'à sa sortie du cylindre central de la tige, au lieu de remonter dans l'écorce, il *se réfracte* toujours légèrement pour s'échapper dans la racine correspondante.

L'*Aspidium Serra* Sw., dont le rhizome est presque rampant, a ses faisceaux caulinaires anastomosés en longues mailles losangiques, qui, vers le milieu de leur hauteur, émettent deux faisceaux foliaires rubaniformes. Les faisceaux radicaux, en nombre indéfini, sont distribués sans régularité sur la face externe des lames libéroligneuses caulinaires qui délimitent les mailles. Ils sont plus nombreux, il est vrai, au-dessous de la base de celles-ci, sur les larges surfaces qui résultent de l'union des faisceaux caulinaires, mais il en existe toujours également plusieurs sur les côtés de la maille à des hauteurs variables.

Le *Pteris longifolia* nous fournira un troisième exemple de dispersion des racines. Le système libéroligneux caulinaire de cette plante a la forme d'un tube fenêtré, dont chaque ouverture latérale correspond à une feuille (Pl. II, fig. 7). Le faisceau foliaire *(f)* à section hippocrépimorphe (en forme de fer à cheval), semble être une portion du tube caulinaire déjetée, du bord inférieur de la maille, dans la

(1) *L. c.*, p. 19 ; pl. II, fig. 20.

base du pétiole. Il en résulte une saillie qu'on peut appeler le *coussinet* ou la *console infrapétiolaire* (Pl. II, fig. 7, *c*). Cette console ne porte généralement pas de racines; on en trouve au contraire sur tout le reste de la surface externe du tube où elles sont disséminées sans aucun ordre. Les faisceaux radicaux cheminent de bas en haut dans le tissu cortical de la tige. Ceux qui sont placés près de la console infrapétiolaire, soit au-dessous, soit latéralement (fig. 7, *r*) sont influencés par la croissance très active de la feuille à son début et présentent un trajet intracortical ascendant plus long que ceux qu'on observe près des bords libres ou près du sommet des fentes foliaires (fig. 7, *r'*).

La même absence de relation entre les racines et les feuilles existe dans l'*Aneimia fraxinifolia* Rddi., dont le rhizome dressé porte des feuilles spiralées suivant 2/5 et de nombreuses racines disposées suivant cinq séries longitudinales.

M. Prantl (1) qui a représenté schématiquement le squelette libéroligneux de cette Schizéacée, a négligé de figurer et de mentionner le départ des faisceaux radicaux. Ceux-ci sont insérés sur le système caulinaire de part et d'autre des fentes foliaires étroites (Pl. II, fig. 8, *r*), au-dessus de l'unique faisceau pétiolaire à section réniforme *(f)*. Dès leur sortie du cylindre central, ces faisceaux radicaux prennent une direction horizontale ou même oblique descendante à travers l'écorce de la tige, se comportant à cet égard comme ceux de l'*Osmunda regalis* (Pl. V, fig. 6, 7).

L'*Alsophila eriocarpa* Fée, dont les racines sont dispersées sur toute la tige et insérées sur un réseau fasciculaire intracortical, présente une organisation fort intéressante qui sera décrite plus loin en même temps que celle de plusieurs autres Cyathéacées (voy. p. 96.)

(1) *Untersuchungen z. Morphologie d. Gefæsskryptogamen.* II. Heft. *Die Schizæaceen*. Pl. III, fig 27, A.

A part ces exceptions peu nombreuses, j'ai toujours vu les racines localisées près des feuilles, dans les Fougères à symétrie axile que j'ai pu examiner et que je vais décrire maintenant.

II. Racines correspondant aux feuilles

Le tableau, placé à la page 22, résume les principales modifications qu'on rencontre dans le nombre et la position des racines correspondant aux feuilles et nous dispense de toute considération préliminaire sur ce sujet.

1° Une racine médiane à chaque feuille.

A. *La relation des deux organes est peu évidente dans les rhizomes rampants à longs entre-nœuds.*

Les difficultés qui résultent de la longueur des entre-nœuds quand il s'agit de déterminer la spirale phyllotaxique des *Phegopteris* indigènes (voy. à la page 45) existent également lorsqu'on se propose de constater les rapports de position de leurs racines avec les feuilles. Ces rapports ne sont bien évidents que dans les exemplaires dont les entre-nœuds sont courts. L'examen de semblables exemplaires montre que les racines sont en même nombre que les feuilles, que le plan médian d'une feuille coïncide avec le plan passant par la racine correspondante, qui s'échappe de la tige à quelques millimètres de l'insertion de la feuille située exactement au-dessus d'elle (Pl. II, fig. 3).

Le système libéroligneux caulinaire des *Phegopteris* de nos pays est composé de deux ou trois faisceaux principaux sensiblement parallèles, limitant les mailles latéralement, et d'anastomoses très obliques qui ferment les mailles aux deux extrémités. La longueur des bords parallèles des mailles est proportionnelle à celle des entre-nœuds ; plus ceux-ci seront courts, plus aussi sera courte la portion du faisceau principal comprise entre le sommet d'une maille et la base de la maille exactement superposée. La

racine étant toujours insérée dans cet intervalle, il en résulte que sa relation avec la feuille correspondante est d'autant plus évidente que cette portion de faisceau principal est plus courte. Ainsi l'on peut observer des cas où chaque faisceau radical s'embranche sur le réseau caulinaire au niveau de l'angle inférieur d'une maille et se continue, après un trajet intracortical ascendant de 7 à 8mm, dans le cylindre central de la racine à peu de distance en arrière de l'insertion du pétiole correspondant.

Chaque maille émet, vers le milieu de sa hauteur, deux faisceaux foliaires qui cheminent d'abord parallèlement, dans l'écorce de la tige, avant de pénétrer dans la feuille. Lorsque la maille est longue de plusieurs centimètres (6 à 8cm), la distance qui sépare sa base de l'insertion foliaire peut atteindre 3 ou 4 centimètres et la racine correspondante, née généralement, dans ce cas, bien audessous de l'angle inférieur de la maille, se trouve fort éloignée du lieu où le pétiole devient libre. Pour peu que la tige ait éprouvé la moindre torsion dans ce long intervalle, il sera très difficile, sinon impossible, de voir clairement la relation qui existe entre les deux organes latéraux.

Ces difficultés nous expliquent l'erreur commise par M. Conwentz qui nie toute relation des racines avec les feuilles dans le *Phegopteris polypodioides*, le *Ph. calcarea*, et qui admet que cette relation existe, mais pas toujours, dans le *Phegopteris Dryopteris* Fée. Dans cette dernière espèce, M. Conwentz (1) a bien observé, sous chaque feuille, une racine insérée près de la base de la maille foliaire, mais il en a vu également ailleurs, qui n'avaient aucun rapport de position avec les feuilles.

Pour prévenir une objection qui pourrait m'être faite, je vais décrire un fait intéressant qu'on observe parfois dans les espèces que je viens de nommer. J'ai dit plus

(1) Botan. Zeitung, 1875.—Sadebeck : *Die Gefæsskryptogamen* (Schenk : Haudbuch der Botanik, t. I, p. 269).

haut (p. 45) que la tige de ces Fougères se ramifie souvent en forme de dichotomie. On trouve parfois dans ce cas, à quelque distance en arrière du point de bifurcation, une racine que l'examen extérieur du rhizome ne permet de rattacher à aucune feuille. Mais si l'on prépare le squelette de ce système ramifié, on voit que la racine en question appartient à une maille, qui s'ouvre dans la tige-mère et se ferme dans l'une des branches de la bifurcation. Il arrive même que cette maille émette, bien au-dessous de la dichotomie, les deux faisceaux qui s'échappent dans la première feuille de cette branche (Pl. II, fig. 10, *b*). Il nous semble difficile d'admettre qu'une branche, dont *la première feuille reçoit ses faisceaux de la tige-mère*, soit un rameau latéral; c'est bien plutôt un prolongement de cette tige; mais, d'autre part, le passage du système fasciculaire de cette dernière dans l'autre branche (fig. 10, *b'*) conduit également à considérer celle-ci comme la continuation de l'axe principal du rhizome. On devrait en conclure que la bifurcation s'est opérée par *dichotomie vraie*. Une telle conclusion serait en opposition formelle avec l'opinion généralement admise aujourd'hui et demande à être posée avec la plus grande réserve (1).

Le *Phegopteris triphylla* Mett., des Iles Philippines, plus connu dans les jardins botaniques sous le nom de *Meniscium simplex* Hook., présente la même disposition du système conducteur et la même insertion des racines que les *Phegopteris* indigènes; mais les mailles du réseau caulinaire étant généralement plus courtes dans cette plante, il s'ensuit que la relation des racines avec les feuilles y est plus facile à constater (Pl. II. fig. 11).

(1) Hofmeister et Stenzel ont soutenu que la tige de beaucoup de Fougères se ramifie par dichotomie. Leur manière de voir a été combattue par Mettenius et par Prantl. Les preuves d'ordre morphologique apportées de part et d'autre à l'appui de ces deux opinions différentes ne me semblent pas absolument convaincantes. Cette question ne pourra être résolue que par l'étude organogénique et histogénique d'espèces qui se prêtent particulièrement bien à ce genre de recherches. Les matériaux que nous avons recueillis dans ce but, depuis plusieurs années, nous permettront peut-être d'aborder cette tâche avec quelques chances de succès.

D'autres *Phegopteris* exotiques à tige oblique ou dressée (1) permettraient sans doute de passer graduellement des cas ci-dessus décrits, où cette relation est plus ou moins obscure à ceux où elle est tellement évidente, que plusieurs botanistes ont pu croire que les racines sont insérées et nées *sur la base même* des pétioles.

B. *Relation des feuilles et des racines très manifeste dans les tiges obliques ou dressées à entre-nœuds courts.*

A défaut de *Phegopteris* à tige oblique ou dressée, je décrirai l'*Athyrium Filix-femina* Roth, qui montrera une fois de plus, et mieux encore que les exemples précédents, l'influence de l'allongement des entre-nœuds sur la position des racines.

D'ordinaire le squelette fasciculaire de cette Fougère est formé par des mailles régulières deux fois plus longues que larges, à sommet aigu, à base arrondie (Pl. II, fig. 12). Du milieu de celle-ci part un faisceau foliaire *(f)* qui se bifurque bientôt dans la base du pétiole *(f')*. Immédiatement au-dessous de ce foliaire médian, le faisceau caulinaire produit sur le milieu de sa face externe, une racine *(r)* située dans un plan qui coïncide exactement avec le plan médian de la feuille (Pl. II, fig. 16). Les surfaces d'insertions des deux organes sont très rapprochées, mais néanmoins séparées par un intervalle appréciable. C'est là le cas le plus habituel.

Mais dans des tiges plus grosses, à feuilles plus serrées, le sommet des mailles est arrondi ou obtus et n'est séparé de la base d'une maille superposée que par une portion très courte du réseau caulinaire, sur laquelle les surfaces d'insertion des deux organes latéraux, feuille et racine, sont

(1) Je recommande aux botanistes qui, plus heureux que moi, pourraient se les procurer, les *Phegopteris cochleata*, *Hasseltii*, *totta*, *asterothrix*, *Stenogramme*, *lasiernos*, dont le rhizome est *oblique ascendant*, et surtout les *Ph. gracilis*, *decussata*, *tijuccana* et *Karsteniana*, qui ont une tige *dressée* verticalement. La plupart de ces espèces habitent l'Amérique centrale ou méridionale. Elles ont été décrites par Mettenius *(Ueb. einige Farrngattungen. IV)*.

partiellement confondues. Le faisceau radical formant une moulure plus ou moins proéminente sur la face externe du faisceau pétiolaire, accompagne ce dernier dans le coussinet foliaire, puis s'en détache à angle droit pour entrer dans le corps de la racine (Pl. II, fig. 13). Il devient alors impossible d'arracher le pétiole sans enlever du même coup la racine correspondante. De là, ces interprétations erronées concernant le lieu d'origine de la racine, que nous trouvons dans plusieurs traités de botanique générale.

L'examen superficiel des tiges ordinaires, où les insertions des deux organes sont très rapprochées, sans être cependant confondues, peut d'ailleurs conduire aux mêmes erreurs suivant le procédé qu'on emploie pour enlever les pétioles. Lorsque, dans ce but, on les écarte violemment de la tige en les rabattant suivant leur plan médian, on enlève toujours en même temps la racine insérée à leur base. Quand, au contraire, on les écarte légèrement et qu'ensuite on les incline successivement à droite et à gauche, dans une direction perpendiculaire au plan médian, ils se détachent aussitôt sans entraîner la racine.

Qu'on procède d'une manière ou de l'autre, les racines demeurent toujours sur la tige quand celle-ci est formée de longs entre-nœuds. Dans ce cas les mailles du réseau caulinaire sont étroitement lancéolées (Pl. II, fig. 14). Les gros faisceaux résultant de la confluence des cordons limitant les mailles, sont relativement fort longs *(c)*. Chacun d'eux émet, au-dessous du foliaire correspondant, à une grande distance de celui-ci, un faisceau radical *(r)* qui, entraîné par la croissance rapide de la tige, ne s'échappe dans la racine qu'après un trajet intracortical ascendant de plusieurs millimètres. Dans ce cas, plus de doute possible touchant l'origine indépendante de la racine.

De même que Duval-Jouve, nous avons constaté l'identité la plus complète au point de vue anatomique entre l'*Athyrium Filix-femina* Roth et l'*Athyrium alpestre* Nyl. *(Polypodium rhœticum* L.). Ce fait vient à l'appui de l'opinion de plusieurs botanistes, qui considèrent cette

dernière espèce comme une simple variété de la première.

La plupart des Aspléniées que nous avons étudiées ont une seule racine sous-foliaire médiane comme les *Athyrium*. Le *Ceterach officinarum* Willd., les *Asplenum Trichomanes* Huds., *viride* Huds., *germanicum* Weiss, *septentrionale* Sw., *Ruta-muraria* L. et *Halleri* Sprgl., ont les feuilles très rapprochées sur une tige fort grêle, ascendante ou dressée. Les mailles du réseau fasciculaire sont très petites et de forme losangique.

Dans le *Ceterach officinarum* chaque maille émet, à sa base, deux faisceaux pétiolaires distincts dès leur départ, mais qui demeurent pour ainsi dire accolés l'un à l'autre jusqu'au niveau où le pétiole se sépare de la tige (Pl. II, fig. 17, *f*).

Le pétiole de l'*Asplenum Halleri* reçoit également deux faisceaux qui s'unissent bientôt en un seul dans la base de cette organe.

Dans les autres *Asplenum* précités, il part du bas de chaque maille un seul faisceau pétiolaire que l'on doit considérer comme équivalent aux deux faisceaux pétiolaires caractéristiques de la plupart des Aspléniées. En effet, son origine double est révélée par l'existence fréquente d'un sillon longitudinal médian plus ou moins profond sur ses faces antérieure et postérieure ; de plus, à ce niveau, il présente généralement, sinon toujours, deux corps ligneux bien séparés; quelquefois même les deux faisceaux ainsi accouplés à la base du pétiole, dans une gaîne endodermique commune, sont complètements indépendants, à leur départ du réseau caulinaire, et entourés chacun par un endoderme spécial.

Le faisceau radical, inséré immédiatement au-dessous et en dehors du pétiolaire simple ou double, s'élève obliquement et parallèlement à ce dernier jusqu'à deux ou trois millimètres de son insertion, puis il se réfracte brusquement dans une racine (Pl. II, fig. 17, 18, *r*).

Ces deux faisceaux, le radical et le pétiolaire, sont toujours entièrement *indépendants* l'un de l'autre. Je les ai

toujours vus insérés séparément et, bien que dans leur trajet intracortical ils soient souvent pour ainsi dire accolés, je n'ai jamais observé la concrescence si fréquente dans les *Athyrium* à entre-nœuds très courts.

Les *Asplenum Adiantum-migrum* L., *Bellangerii* Kze et *striatum* L. ne diffèrent des précédents que parce que les deux faisceaux foliaires au lieu de provenir du fond de la maille, procèdent chacun isolément de ses bords au niveau de son tiers inférieur (Pl. II, fig. 19, 20, *f*); ils sont latéraux, mais le faisceau radical (*r*), conserve toujours sa position médiane.

Le faisceau radical occupe la même situation dans le *Lomaria Gibba* Labill. et dans plusieurs *Blechnum*.

Le *Blechnum Spicant* Roth se rapproche de plusieurs des Aspléniées de nos contrées, en ce que ses deux faisceaux pétiolaires sont attachés très près du fond de la maille de part et d'autre de l'unique faisceau radical (Pl. II, fig. 21). Dans cette plante également les deux pétiolaires peuvent être confondus à leur base et ils partent dans ce cas, du fond même de la maille. Cette disposition, la *seule* qui soit indiquée par Presl (1), est cependant bien plus rare que la précédente. Duval-Jouve (2), au contraire, admet que « le pétiole présente *trois* faisceaux vasculaires. Le médian ou dorsal envoie un filet à la racine. Comme l'insertion est très oblique, la racine paraît quelquefois naître au-dessous du pétiole mais en réalité elle est toujours sur son prolongement décurrent ». L'examen de nombreux échantillons nous a presque toujours offert deux faisceaux pétiolaires distincts, rarement un seul faisceau bifurqué. Quant à l'insertion de la racine sur un faisceau foliaire dorsal, il suffit de considérer la fig. 21 de notre planche II pour constater l'indépendance complète de cet organe et pour s'expliquer en même temps l'erreur commise par Duval-Jouve.

(1) Dans l'exposé des caractères de son genre *Lomaria*, qui comprend le *Bl. Spicant* Roth, cet auteur dit: *fasciculi vasorum in stipite varii, nempe unus semilunatus in L. Spicant Desv. (Tentamen Pteridogr.*, p. 143).

(2) *L. c.*, p. 9, Pl. I, fig. 6.

Dans le *Blechnum occidentale* L. les deux faisceaux pétiolaires naissent latéralement, vers le milieu de la maille, et émettent chacun une branche dorsale grêle, à peu de distance au-dessus de leur insertion, avant de pénétrer dans le pétiole, qui possède, par conséquent, quatre faisceaux à son départ de la tige (Pl. II, fig. 22). Je n'ai jamais rencontré dans cette espèce la ramification du faisceau radical médian, observée par M. Trécul (1) et signalée en ces termes : « le faisceau radiculaire se termine dans la partie inférieure du pétiole en deux ou trois racines ». J'en conclus que ce phénomène est probablement assez rare dans cette plante. Nous verrons plus loin (à la p. 103) qu'il existe, au contraire, constammment dans le *Blechnum brasiliense* Desv., que nous décrirons en même temps que le *Scolopendrium officinale* DC. et l'*Asplenum Serra* Lgsd. et Fisch., qui présentent la même particularité.

Quels que soient le nombre et le lieu d'insertion des faisceaux pétiolaires dans les Aspléniées que nous venons d'étudier, le faisceau radical conserve partout la même relation avec le réseau caulinaire : il est toujours inséré dans le plan médian de la feuille correspondante, très près de l'angle inférieur de la maille foliaire.

C'est là un type rhizotaxique de la plus grande simplicité, puisqu'il y a identité parfaite et constante de nombre et de position entre les feuilles et les racines.

L'*Asplenum fœniculaceum* Kl. et Knth. (*A. fragrans* Sw), plus connu sous le nom de *Cænopteris fœniculacea* Desv., présente parfois une légère modification à cette insertion des racines. Voici ce qu'en dit M. Trécul (2) : « Le faisceau radiculaire n'est pas toujours attaché au fond de la maille. Il l'est assez souvent un peu plus haut sur l'un des faiscaux de la tige. Dans ce cas, l'un des faisceaux pétiolaires repose à la même hauteur que la racine sur l'autre côté de la maille, tandis que le second faisceau

(1) Remarques sur la position des trachées, etc. *Ann. des sc. nat.* 5e sér., t. XII, p. 247.
(2) *L. c.* p. 229.

pétiolaire est inséré de l'autre côté, à quelque distance au-dessus du faisceau radiculaire. Il y a donc ici défaut de symétrie;... » Jusque-là, nos observations concordent avec celles de M. Trécul. Les figures 23 et 24 de notre planche II le montrent clairement; mais ces mêmes dessins (exécutés d'après nature à la chambre claire) font voir également que la suite de la description de M. Trècul ne convient pas aux plantes que nous avons disséquées. Ce botaniste ajoute, en effet : « ... mais dans quelques mailles *fort rares*, la symétrie est rétablie, en ce sens qu'il y a deux paires d'organes insérées l'une au-dessus de l'autre, toutefois, les faisceaux pétiolaires et les radiculaires sont disposés inversement sur les deux bords de la maille. On a, d'un côté, un faisceau radiculaire en bas et un faisceau pétiolaire en haut, et de l'autre côté un faisceau pétiolaire en bas et un faisceau radiculaire en haut. ».

Nous n'avons jamais trouvé deux faisceaux radicaux insérés sur les bords de la *même* maille. M. Trécul aurait-il rapporté à une seule feuille les faisceaux radicaux r et r' (Pl. II, fig. 23, 24)? Le radical r' paraît, il est vrai, « rétablirla symétrie », mais il est inséré un peu au-dessous du foliaire correspondant f' *sur le bord d'une maille voisine.* Il occupe, dans cette dernière, la position que le faisceau radical r, dont il est l'homologue, occupe dans l'autre. Qu'elle soit insérée au fond ou sur un côté de la maille, l'unique racine correspondant à chaque feuille s'échappe d'ailleurs du rhizome dans le plan médian de celle-ci.

Le *Cænopteris fœniculacea* appartient, par conséquent, au même type rhizotaxique que les autres Aspléniées précédemment décrites, dont il diffère simplement en ce que le faisceau radical *peut* s'attacher plus ou moins haut sur un côté de la maille.

Ce type si simple se retrouve occasionnellement dans quelques Aspidiées, qui ont habituellement deux racines à chaque feuille.

2° Deux racines à chaque feuille : l'une médiane, l'autre latérale (1).

Les Aspidiées que nous allons décrire dans ce paragraphe ont souvent deux racines : l'un de ces organes est médian comme dans le type rhizotaxique précédent, l'autre se trouve inséré sur un des bords de la maille foliaire.

Tandis que la racine médiane existe toujours, la racine latérale peut manquer. C'est ce qui arrive fréquemment dans les *Cystopteris* et, en particulier, dans le *Cystopteris alpina* Lk., dont les mailles caulinaires, fort longues, sont circonscrites par des cordons libéroligneux peu volumineux (Pl. II, fig. 25, *c*), qui envoient deux faisceaux grêles dans chaque feuille. Au bas de chaque pétiole naît une racine dorsale dont le cylindre central se continue dans la tige par un faisceau radical, *r*, occupant l'angle inférieur de la maille correspondante. Lorsqu'il existe, en outre, une racine latérale, son faisceau s'implante toujours à droite de la précédente, très près et au-dessus du faisceau pétiolaire du même côté (Pl. II, fig. 26). Le petit nombre d'exemplaires que j'ai pu disséquer ne m'a pas permis de décider si, dans cette espèce, les mailles à une seule racine médiane sont moins fréquentes que celles qui en ont deux ; mais j'ai toujours constaté la prédominance numérique de ces dernières dans le *Cystopteris fragilis* Bhdi. (Pl. II, fig. 26) (2).

Cette prédominance numérique des mailles à deux racines est encore plus accentuée dans l'*Aspidium rigidum* Sw., dont le réseau caulinaire est formé de faisceaux relativement très gros, laissant entre eux des mailles régulières fort petites, hautes d'environ deux millimètres (Pl. II,

(1) L'organisation des Osmondacées, qui ont deux racines *latérales* à chaque feuille, diffère beaucoup de celle des autres Fougères. Nous la décrirons ailleurs pour ne pas rompre ici l'enchaînement qui existe entre les Aspidiées dont il s'agit et celles qui ont trois racines sous-foliaires.

(2) M. Conwentz indique une seule racine médiane à chaque feuille dans les *Cystopteris alpina* et *fragilis*.

fig. 27). Chacune de ces mailles émet, au milieu de sa hauteur, deux faisceaux foliaires, *qui se divisent* dans la base du pétiole. L'un de ces faisceaux, celui de droite, est à peu près constamment accompagné d'une racine latérale *r'*. La racine médiane ou dorsale, *r*, existe rarement seule. Les pétioles de cette plante sont, à leur base, fortement pressés les uns contre les autres et gênent apparemment l'émission normale des racines; néanmoins, celles-ci sont disposées très régulièrement. Le seul effet apparent de ces pressions réciproques est la déviation, hors de leur plan médian, que les faisceaux radicaux éprouvent souvent vers leur entrée dans le corps de la racine (fig. 27, *x*, *x'*).

J'ai constaté le même défaut de symétrie dans la position des racines de l'*Aspidium Lonchitis* Sw. Les gros rhizomes de cette Fougère ont les feuilles disposées suivant 5/13, largement insérées et rapprochées au point de masquer complètement la surface de la tige. Les mailles du réseau caulinaire sont un peu plus grandes que dans l'*Aspidium rigidum*. Elles émettent également deux faisceaux foliaires ramifiés dans la base du pétiole et généralement deux racines disposées comme dans cette dernière espèce. Les mailles à une seule racine basilaire médiane y sont très rares; mais on en rencontre assez fréquemment qui ont trois racines, une médiane et deux latérales disposées symétriquement au-dessous des faisceaux pétiolaires, comme dans les *Aspidium* que nous étudierons plus loin.

Quelles sont les causes de la disposition asymétrique des racines dans les espèces dont il vient d'être question? Les feuilles de ces plantes sont disposées suivant les divergences 2/5 *(Cystopteris)*, 5/13 *(Aspidium Lonchitis)* ou 8/21 *(Asp. rigidum)* à droite; on le constate aisément en comptant le nombre des spirales secondaires ou parastiques qui tournent les unes vers la gauche, les autres vers la droite (1). Ces dernières sont plus relevées que les premières

(1) Dans ce qui suit, les expressions droite et gauche se rapporteront tou-

et par suite la distance qui sépare les points d'insertion(1) de deux feuilles consécutives y est plus grande que dans les parastiques tournant à gauche. Or la disposition des mailles du réseau caulinaire reproduit exactement celle des feuilles. Ces mailles sont limitées par quatre côtés obliques, parallèles deux à deux (Pl. II, fig. 28, a et a', b et b'); chacune d'elles forme un parallélogramme dont les côtés a a', qui suivent la direction de la spirale secondaire la moins relevée, sont nécessairement plus courts que les côtés b b', placés dans le sens de la spirale la plus relevée. Ce sont les côtés longs qui portent le faisceau foliaire ,f', et la racine latérale r' qui l'accompagne (voy. pl. II, fig. 26, 27). Pour que la symétrie fut rétablie dans la maille représentée (Pl. II, fig. 28), une seconde racine latérale aurait dû naître au-dessous du faisceau pétiolaire f, près de l'angle inférieur de la maille contiguë à gauche, c'est-à-dire à un niveau où son développement pouvait être *contrarié* par celui de la racine basilaire médiane de cette maille.

La tendance des racines à naître en plus grand nombre le long des faisceaux caulinaires suivant le sens des spirales secondaires les plus relevées, est encore démontrée par une observation que j'ai faite sur le *Cyrtomium falcatum* Prsl. (*Aspidium* Sw.). Contrairement à ce qui avait lieu dans les *Aspidium* précédents, les spirales secondaires des exemplaires que j'ai étudiés s'élevaient de droite à gauche et la plupart des racines s'implantaient sur les faisceaux caulinaires suivant la même direction (Pl. II, fig. 29, 30).

Cette disposition avantageuse des racines est très manifeste et facile à constater dans les deux cas que je viens de citer; mais, dès qu'on essaie d'en déterminer les causes, on se trouve en présence de données complexes et peu sûres qui conduisent à des hypothèses dont la vérification par l'observation directe est le plus souvent impossible.

jours à l'observateur regardant la surface de la tige dont l'axe est supposé vertical.

(1) On appelle point d'insertion le centre organique de la surface d'insertion d'un organe.

L'arrangement des feuilles sur la tige est soumis à certaines lois que l'on peut admettre avec les restrictions qui y sont introduites depuis les travaux de Hofmeister et de Schwendener sur ce sujet (1).

Voyons si les notions acquises dans ce domaine permettent de montrer comment la disposition des feuilles déterminant la forme des mailles du réseau caulinaire, influe sur la position des racines chez les Fougères à symétrie axile et à entre-nœuds courts dont il s'agit.

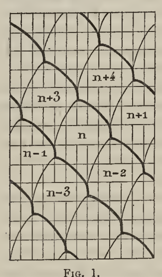


Fig. 1.

Cette figure doit être rectifiée en remplaçant $n+3$ par $n+2$ et $n+4$ par $n+3$.

Soit, dans la disposition 5/13 à droite, la feuille *n* née, conformément à la règle mécanique de Hofmeister, au-dessus du plus large intervalle laissé libre par les feuilles anciennes les plus récemment formées, c'est-à-dire entre *n—1* et *n—2*, au-dessus de l'angle formé par *n—2* et *n—3* (fig. 1) (2). Ces organes étant très rapprochés et largement insérés au point de cacher la surface de la tige, il s'ensuit qu'à son début et avant la naissance de *n+1*, la feuille *n* éprouve une pression considérable exercée sur son flanc gauche par la feuille précédente *n—1* et surtout par *n—3* dont le développement est, à ce moment, déjà assez avancé. Cette pression est plus forte que celle qui est exercée d'autre part latéralement, sur le même organe, par la feuille *n—2*. Une racine latérale pourra

(1) Hofmeister: *Allgemeine Morphologie*, p. 482. — Schwendener: *Mechanische Theorie der Blattstellung*, Leipzig, 1878. — Voyez en outre Van Thieghem: *Traité de botanique*, p. 41-58; Sachs: *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, 2e Aufl., 1887, p. 597-505. — De Candolle: *Considérations sur l'étude de la phyllotaxie*, 1881.

(2) Toute mention d'une figure non précédée de l'indication d'une planche, désigne une figure dans le texte.

donc naître et s'échapper facilement de la tige entre les feuilles n et $n—2$. Ajoutons que, à leur début, les mamelons foliaires s'accroissent principalement dans le sens transversal comme la région qui les porte et que les pressions latérales ainsi développées n'agissent que très faiblement sur l'espace qui s'étend au-dessus de l'aisselle des jeunes feuilles. A ce niveau, où la pression est bien moindre que partout ailleurs, se forme la racine basilaire médiane qui ne manque sous aucune feuille.

On conçoit fort bien que cette action des feuilles déjà formées sur celles qui se forment puisse influer sur la production des racines chez des plantes où ces organes naissent au sommet de la tige en même temps que les plus jeunes feuilles. Mais il faut se garder de ramener aux seules causes mécaniques les relations de position des feuilles entre elles et avec les racines. Les données phylogéniques, les propriétés particulières dues à l'héridité, doivent également entrer en ligne de compte. Sans doute il est fort difficile de les discerner, il est impossible de déterminer la part d'influence qui leur revient; mais on ne saurait nier leur importance dans le sujet qui nous occupe, si l'on considère que les Aspidiées dont il s'agit plus haut nous offrent, dans le même réseau fasciculaire et parfois sur une même spire secondaire, des mailles anormales à une seule racine médiane ou à trois racines, réalisant ainsi à la fois la disposition typique de beaucoup d'Aspléniées et celle qui caractérise plusieurs autres Aspidiées qui ont constamment trois racines à chaque feuille.

3° Trois racines à chaque feuille : une médiane et deux latérales.

Ce type rhizotaxique, rare dans le *Cyrtomium (Aspidium) falcatum*, assez fréquent dans l'*Aspidium Lonchitis*, se retrouve avec une constance remarquable dans l'*Aspidium aculeatum* Dœll, qui appartient, comme les deux précédentes, au groupe de Cyclodiées (Fée), caracté-

risé par l'indusie *peltée*, fixée par le centre seulement ; dans les *Aspidium (Polystichum* Roth) *Filix-mas* Sw., *spinulosum* Sw., dont l'indusie est fixée par le centre et par un pli qui, allant du centre à la circonférence, la rend *subréniforme ;* enfin, dans l'*Aspidium violascens* Lk. *(Nephrodium molle* Sw.) dont l'indusie *réniforme* est fixée par le bord.

Sauf de légères modifications, la disposition des racines est la même dans tous ces *Aspidium* : l'une d'elles émane du fond de la maille, les deux autres de ses bords. Ces dernières, placées symétriquement, ont toujours leur faisceau inséré près d'un faisceau foliaire latéral dans la moitié inférieure de la maille. En outre, c'est un caractère commun à ces espèces d'avoir les mailles du réseau caulinaire plus vastes que les *Aspidium rigidum, falcatum* et *Lonchitis* décrits plus haut. Tandis que dans ceux-ci les mailles n'ont que 2 à 3^{mm}, elles atteignent de 4 à 5^{mm} dans l'*Aspidium aculeatum* et de 8 à 12 dans les *Aspidium violascens, Filix-mas* et *spinulosum.*

Les principales différences anatomiques entre ces dernières espèces résident dans le nombre et la disposition des faisceaux foliaires. Dans l'*Aspidium violascens* il n'en existe jamais que deux pour chaque feuille, attachés à mi-hauteur des mailles assez étroites (Pl. III, fig. 1, *f).* Leur disposition est donc conforme à celle que nous avons vue dans l'*Aspidium rigidum* et dans plusieurs *Asplenum.* Mais dans les autres, le nombre de ces faisceaux varie non seulement d'une espèce à une autre, mais aussi dans différents pétioles d'une seule espèce ou d'un même individu. On y retrouve toujours deux faisceaux principaux, correspondant à ceux de l'*Aspidium violascens*, et, de plus, un, deux, trois ou cinq faisceaux moins volumineux, répartis parallèlement au bord dorsal du pétiole. A ce sujet, nous rappellerons ce qu'on a pu constater précédemment dans l'*Aspidium falcatum* et dans l'*Aspidium Lonchitis*, qui, sous ce rapport, comme sous celui du nombre des racines correspondant à chaque feuille, établissent la transition

entre les espèces à deux racines asymétriques et celles dont il s'agit plus spécialement ici qui en possèdent constamment trois.

Le pétiole de l'*Aspidium falcatum* a, le plus souvent, quatre faisceaux : deux gros faisceaux supérieurs, insérés dans le tiers inférieur de la maille, émettant chacun une branche dorsale (Pl. II, fig. 29); ou bien, ces faisceaux supérieurs ne se ramifiant pas, les deux faisceaux dorsaux proviennent de la bifurcation d'un faisceau médian inséré au fond de la maille (Pl. II, fig. 30). On trouve assez fréquemment des feuilles à trois ou à cinq faisceaux. Dans le premier cas, fréquent chez les plantes jeunes, encore peu développées, l'unique faisceau dorsal s'insère tantôt directement au fond de la maille, tantôt sur l'un des faisceaux supérieurs. Dans les sujets puissamment développés, certaines feuilles ont cinq faisceaux : deux des trois faisceaux dorsaux résultent alors de la ramification des faisceaux supérieurs, comme dans le cas habituel, le troisième provient directement du fond de la maille. L'*Aspidium Lonchitis* nous a présenté, sous le rapport du nombre et de l'insertion des faisceaux pétiolaires, les mêmes variations que l'espèce précédente. Plusieurs de ces modifications n'ont pas été observées par M. Trécul (1); mais, par contre, ce botaniste en signale aussi d'autres que nous n'avons pas rencontrées dans ces deux espèces (2).

Ces variations sont-elles en relations avec la dimension des mailles, qui sont toujours petites dans ces plantes et n'offrent qu'un espace restreint pour l'insertion du système conducteur des organes latéraux ? Ce qui tendrait à le faire admettre, c'est que d'autres espèces du même genre, qui ont des mailles plus larges et plus longues, présentent, avec des dispositions analogues, une indépendance beaucoup plus grande des faisceaux pétiolaires. Ainsi, dans les

(1) *Recherches sur la position des trachées*, etc.

(2) Cette variabilité montre le peu de cas qu'on doit faire des caractères distinctifs spécifiques fournis par la section transversale du pétiole, caractères dont Presl, Duval-Jouve et plusieurs autres botanistes ont exagéré l'importance.

Aspidium aculeatum, *Filix-mas* et *spinulosum*, les pétioles reçoivent, de la tige, de trois à sept faisceaux insérés, en général, chacun *isolément* sur les bords de la maille correspondante.

La conformité dans le nombre et la position des racines me dispensera de décrire toutes ces espèces avec détail. Je devrais même ne pas insister sur ce sujet et me borner à expliquer les figures 1, 2, 3, 4 et 5, de la planche III, qui s'y rapportent, si l'une de ces Fougères, l'*Aspidium Filix-mas*, n'avait été l'objet de nombreuses recherches dont les résultats *inexacts* sont consignés dans les principaux traités classiques de botanique générale (1).

Lorsque, dans l'enseignement de la botanique, on est apppelé à parler du lieu d'origine normal des racines latérales, on pose en principe qu'elles procèdent toujours de la tige *excepté dans l'Aspidium Filix-mas* et plusieurs autres Fougères *où elles naissent de la feuille*. Je vais démontrer que cette exception doit disparaître ou, du moins, que les exemples cités jusqu'à ce jour pour l'établir, sont mal choisis (2); mais, auparavant, il est nécessaire de rappeler les documents qui ont accrédité cette erreur.

Le premier en date (1846) est le travail de M. Trécul, sur l'origine des racines, où il est dit : « Ce n'est pas immédiatement du système fibro-vasculaire de la tige qu'émane le faisceau qui doit former le cylindre central de la racine ; mais il part de la partie inférieure d'un des faisceaux de la fronde, dont il n'est qu'une ramification (3). »

Vint ensuite une publication dans laquelle Duval-Jouve attribue la même origine aux racines « de toutes nos Fougères françaises, moins le *Polypodium vulgare* et le *Pte-*

(1) Reinke : *Lehrbuch der allgemeinen Botanik*, p. 226. — Sachs : *Vorlesungen über Pflanzenphysiologie*, 1e Aufl., p. 18. — Van Tieghem : *Traité de botanique*, p. 235.

(2) On verra plus loin que les racines latérales naissent, en effet, parfois sur les feuilles dans les conditions normales. J'ai observé ce cas remarquable dans le *Ceratopteris thalictroides* (voy. p. 120).

(3) *Annales des sciences nat.*, 3e série, t. VI, p. 312.

ris aquilina ». En ce qui concerne spécialement l'*Aspidium Filix-mas*, il ajoute : « Les racines naissent latéralement à la base de chaque pétiole, une ou rarement deux de chaque côté : dans ce dernier cas, une dissection, toujours très facile, montre que les cordons vasculaires des deux racines situées du même côté, se réunissent au-dessous de l'épiderme et que, par conséquent, il n'y a eu, en réalité, qu'une seule racine qui s'est bifurquée avant sa sortie (1). »

Enfin, suivant Hofmeister, les premières racines de la jeune plante naissent de l'unique faisceau caulinaire qui occupe son axe : « Chez la plante adulte, au contraire, les racines ne se développent plus sur la tige elle-même, mais exclusivement sur la base renflée des pétioles. Ordinairement, il s'en forme deux sur chaque fronde (2) ». Ailleurs, il ajoute : « Le faisceau foliaire médian, qui sort de l'angle inférieur de la maille, est le plus gros et se bifurque immédiatement au-dessous de son insertion sur le réseau caulinaire. Les deux branches, ainsi produites, sont plus grosses que les autres faisceaux foliaires et c'est exclusivement d'elles que partent les racines dans la plante adulte (3). » Ces deux passages renferment plusieurs erreurs, qui sont reproduites par le même botaniste dans son traité de *Morphologie générale des végétaux*.

D'autres botanistes (4), qui ont étudié le système fasciculaire de la Fougère mâle, ne précisent pas exactement le départ des faisceaux foliaires et ne mentionnent même pas les faisceaux radicaux. D'autre part, les figures publiées par Sachs (5) et par Reinke (6) représentant des squelettes préparés d'après des procédés défectueux, ne montrent pas les détails désirables et ne peuvent donner

(1) *Etudes sur le pétiole des Fougères*, 1856-1861, p. 4.

(2) *Beitræge z. Kenntniss der Gefæsskryptogamen*, II, p. 647. (Abhandl. der Kœn. Sæchs. Gesellsch. d. Wis. V. 1857).

(3) *L. c*, p. 634.

(4) Stenzel : *Ueb. den Bau u. Wachsthum der Farne* (Nova Act. Leop. Acad. XXVIII, 1861). — *Mettenius* : *Ueb. den Bau von Angiopteris* (Abhandl. d. Kon. Sachs. Gesell. der Wissensch. IX, 1864).

(5) *Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie*, p. 153, fig. 133. — 1882.

(6) *Lehrbuch der allgemeinen Botanik*, 1880, p. 258, fig. 177.

qu'une idée très incomplète de l'organisation du système fasciculaire. Il en est encore de même des sections transversales figurées par de Bary et par plusieurs autres botanistes.

En présence de ces assertions concordantes de plusieurs anatomistes éminents, dont les observations sont généralement fort exactes, j'éprouvai quelque surprise, lorsque mes premières recherches sur ce sujet me mirent en contradiction avec eux. Il devenait indispensable de soumettre mes résultats à une vérification attentive, en étendant les recherches à un grand nombre d'échantillons. L'abondance des matériaux que j'eus à ma disposition me facilita cette tâche.

Avant d'examiner l'insertion des racines de l'*Aspidium Filix-mas*, il convient de rappeler sommairement quelques caractères morphologiques, dont la connaissance est nécessaire parce qu'ils varient avec l'âge des individus.

Le rhizome de cette Fougère est oblique ascendant et acquiert rapidement une grosseur considérable. Ses cinq ou six premières feuilles sont disposées suivant 1/3 ; puis, à mesure que de nouvelles feuilles apparaissent, elles se placent suivant les divergences 2/5, 3/8, 5/13 ou 8/21. Cette dernière disposition (8/21) n'existe que sur des tiges très volumineuses dont l'axe, sans les bases persistantes des pétioles, atteint un diamètre de 2,5 à 3 centimètres. Les deux précédentes (3/8 et 5/13) sont plus fréquentes; une fois établies, elles peuvent, l'une ou l'autre, persister pendant toute la durée de l'individu.

La base des pétioles est fortement dilatée, arrondie et marquée latéralement de deux saillies qui s'effacent peu à peu au-dessus de la dilatation. Ces organes sont largement insérés et, tant que leur divergence ne dépasse pas 1/3 ou 2/5, ils ne reçoivent de la tige qu'un seul faisceau parti du faisceau caulinaire axile encore simple ou du fond de la maille foliaire correspondante. Dans les exemplaires plus puissants, le nombre des faisceaux pétiolaires est plus grand ; il y en a 5 ou 7, très rarement 5+1 ou 7+1 par

addition d'un faisceau surnuméraire, issu directement des bords de la maille (Pl. III, fig. 3, *x*), ou résultant parfois de la ramification d'un des faisceaux latéraux (fig. 2, *x*). Jamais je n'en ai rencontré davantage (1).

Dans la disposition typique, c'est-à-dire quand il y a 5 ou 7 faisceaux, la section transversale du pétiole, à un centimètre de son insertion, montre *un faisceau dorsal médian, deux* ou *quatre faisceaux latéraux* et *deux faisceaux supérieurs* toujours *plus volumineux* que les autres

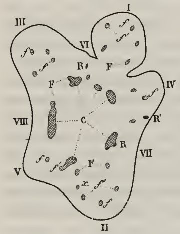


Fig. 2. — Section transversale du rhizome de l'*Aspidium Filix mas*. Gros. 2. (2).

I à V, coussinets de cinq feuilles consécutives. *F*, faisceaux foliaires supérieur; *f'*, faisceaux foliaires latéraux; *f*, foliaire dorsal; *x*, foliaire surnuméraire; *R*, racine médiane; *R'*, racine latérale. *C*, faisceaux caulinaires.

(fig. 2 ci-contre, et Pl. III, fig. 6). Ces faisceaux sont en général *tous directement* insérés sur le réseau caulinaire; le faisceau dorsal ou médian s'attache dans l'angle basilaire de la maille (Pl. III, fig. 2, *f*); les faisceaux latéraux ou moyens sont disposés symétriquement dans sa moitié inférieure (Pl. III, fig. 2, *f'*; fig. 3, *f'* et *x*); les gros faisceaux supérieurs ont, comme les précédents, leur amorce sur les

(1) Duval-Jouve prend pour des faisceaux foliaires tous ceux qui sont insérés sur le pourtour de la maille, lorsqu'il dit que: « à son point d'insertion le pétiole reçoit 9 ou 11 faisceaux, qui, à un centimètre plus haut, se réduisent à 7. puis à 5, vers le milieu de la fronde ». D'autres botanistes désignent également comme des faisceaux foliaires tous ceux qu'on observe sur une section transversale de la tige, en dehors du cercle des faisceaux caulinaires. On verra plus loin que toujours plusieurs de ces faisceaux se rendent aux racines (Voy. Pl. III, fig. 2, 4, 5, 6, *r* et *r'*).

(2) La section transversale des tiges à feuilles spiralées et à entre-nœuds très courts n'est jamais circulaire, mais présente toujours plusieurs saillies arrondies formées par les coussinets foliaires.

côtés de la maille aux deux tiers environ de sa hauteur (Pl. III, fig. 2 et 3, *F*) (1).

Voyons maintenant comment se comportent les faisceaux radicaux. Dans les sujets bien développés, j'en ai toujours trouvé *trois* (2) : un médian *r* et deux latéraux *r'*, insérés sur les bords de la maille, très près et au-dessous des trois faisceaux foliaires inférieurs, auxquels ils accollent et soudent parfois leur portion basilaire. Ces faisceaux radicaux sont toujours, à leur base, *plus volumineux* que les pétiolaires correspondants.

Le faisceau radical médian est inséré au même niveau ou un peu plus bas que le faisceau pétiolaire dorsal. De ce point, il monte obliquement dans l'écorce de la tige et, après un trajet de 5 à 7^{mm}, il se réfracte brusquement en s'atténuant dans une racine dont il forme le cylindre central. Ce faisceau radical est *presque toujours absolument indépendant* (Pl. III, fig. 2 et 3, *r*). Très rarement je l'ai vu adhérent au faisceau foliaire médian et formant avec lui un tronc volumineux. Hofmeister, qui n'avait sans doute examiné qu'un très petit nombre de mailles, observa fortuitement cette disposition exceptionnelle et la considera comme étant générale (3).

Les faisceaux radicaux latéraux, ont assez fréquemment un point de départ commun avec les faisceaux foliaires latéraux les plus inférieurs auxquels ils peuvent adhérer sur une longueur qui varie de 2 à 4^{mm} (Pl. III, fig. 2, *r'*). Rarement, dans ce dernier cas, les deux organes sont entièrement confondus à leur base. La portion externe du tronc commun appartient au faisceau radical et se distingue en général nettement de celle qui appartient au faisceau foliaire par une teinte un peu plus foncée ; souvent aussi la limite des deux parties unies se trouve indiquée

(1) Pour plus de détails, voy. P. Lachmann : *Recherches sur le système libéro-ligneux des Fougères.* (*Bulletin* de la Société bot. de Lyon, 1884).

(2) Hofmeister prétend qu'il en existe ordinairement deux ; M. Trécul dit qu'il y en a trois, mais qu'elles ne se montrent pas toujours toutes les trois au dehors.

(3) Voy. les passages de cet auteur cités à la page 67 du présent travail.

par deux sillons latéraux qui s'étendent, du point où elles deviennent libres, jusque vers leur insertion plus ou moins confondue sur le réseau caulinaire et donnent, à la section transversale du tronc commun, la forme d'un 8 dont la boucle inférieure ou externe est un peu plus large que la boucle supérieure ou interne. Souvent enfin les deux faisceaux sont entièrement distincts et insérés indépendamment l'un de l'autre sur le bord de la maille (Pl. III, fig. 3, *r'* et *f'*). Ils se comportent d'ailleurs comme le faisceau radical médian et s'échappent dans les racines respectives *sur le côtés du coussinet pétiolaire* (Pl. III, fig. 6, *r'*).

Les sections longitudinales et mieux encore les séries de sections transversales successives (Pl. III, fig. 4, 5, 6, montrent également fort bien la relation des faisceaux radicaux avec les pétiolaires correspondants et nous confirment dans l'opinion que, dans les conditions normales, ces faisceaux sont indépendants les uns des autres, mais qu'ils deviennent concrescents lorsque leurs insertions se touchent ou sont confondues à l'origine, sans que l'on puisse jamais pour cela considérer le faisceau radical comme une production, une *ramification* du faisceau foliaire. D'ailleurs, l'étude du développement de la racine que j'exposerai plus tard, et la comparaison de l'*Aspidium Filix-mas* avec ses congénères chez lesquels je n'ai jamais constaté l'adhérence du faisceau radical avec un faisceau foliaire achèveraient de démontrer la vérité de notre assertion.

Dans tous les exemplaires des *Aspidium cristatum* Sw., *dilatatum* Sw. et *spinulosum* Sw. que j'ai examinés, les faisceaux foliaires étaient toujours entièrement indépendants des faisceaux radicaux correspondants. Ceux-ci sont au nombre de trois à chaque maille et occupent la même situation que dans l'*Aspidium Filix-mas*.

Les faits que je viens de décrire sont très évidents et fidèlement représentés par les dessins qui accompagnent ce texte. On reconnaîtra sans peine les causes de l'erreur

qui consiste à regarder l'*Aspidium Filix-mas* comme une exception en ce qui concerne le lieu d'origine des racines latérales normales. Je crois avoir démontré assez clairement que *cette plante rentre dans la règle générale* et j'ose espérer qu'il ne restera désormais plus aucun doute à cet égard.

Les Fougères à racines infrapétiolaires que nous avons étudiées jusqu'à présent présentent généralement ces organes en nombre déterminé pour chaque feuille, quel que soit d'ailleurs le développement de l'individu considéré. Ainsi, dans les stations humides et continuellement ombragées, au bord des ruisseaux, l'*Athyrium alpestre* et l'*Athyrium Filix-femina* prennent parfois une vigueur extraordinaire et produisent des feuilles longues de plus de un mètre; néanmoins, chacune de celles-ci n'est accompagnée que d'une seule racine médiane, tout comme dans les individus les plus chétifs des mêmes espèces. Chez l'*Aspidium Filix-mas*, la plantule issue d'un œuf ou l'individu né d'un bourgeon sur la base d'un pétiole, ont d'abord une seule racine à chacune des premières feuilles; mais bientôt le système radical s'établit définitivement à raison de trois racines pour chacune des feuilles suivantes et il persiste ainsi quelle que soit la dimension acquise par ces dernières (1).

Cette fixité, dans le nombre des racines, correspondant à chaque feuille, existe également dans la plupart des autres Aspléniées et des autres Aspidiées mentionnées dans les trois paragraphes précédents; mais, nous ne la retrouverons plus, dans la suite de ce travail, que chez les Osmondacés; toutes les autres Fougères que nous avons encore à décrire ont, à chaque feuille, un nombre de racines qui peut varier suivant le degré de vigueur de la plante.

(1) L'apparition de ces trois racines constantes a lieu sur les bourgeons d'origine pétiolaire, nourris par la plante mère, plus tôt que sur les plantules issues d'un œuf, qui sont de bonne heure réduites à leurs propres ressources.

4° Racines en nombre variable à chaque feuille.

Les nombreuses espèces qui montrent la variation numérique des racines liées plus ou moins au degré de développement des feuilles correspondantes, appartiennent à la famille des Polypodiacées et à celle des Cyathéacées. Plusieurs Aspléniées et certaines Ptéridées ont de deux à vingt racines sous chaque feuille; on en compte bien davantage dans les Fougères arborescentes, surtout dans les *Alsophila* et les *Cyathea*, dont les exemplaires de grande taille ont parfois de 200 à 300 racines sur chaque coussinet pétiolaire.

L'insertion de ces organes nous offre deux cas à considérer : dans l'un, chaque racine s'attache sur le système libéroligneux caulinaire par un faisceau radical *distinct;* dans l'autre, toutes les racines dépendant d'une même feuille s'embranchent sur un *tronc commun* qui les relie au système caulinaire.

A. Racines insérées chacune par un faisceau radical distinct.

Dans ce premier cas, le lieu d'insertion des faisceaux radicaux est assez variable suivant la disposition qu'affecte le système libéroligneux caulinaire. Quand ce système est formé de cordons ou de rubans étroits et anastomosés en réseau, les faisceaux radicaux s'attachent sur le bord inférieur même des mailles lorsque celles-ci sont ovales et assez larges (*Didymochlœna* et plusieurs Aspléniées) ou au-dessous des mailles lorsque celles-ci sont allongées et très étroites (quelques *Adiantum, Cheilanthes*). Quand le système libéroligneux caulinaire est formé de larges lames unies en un tube percé de fentes foliaires relativement petites et que les faisceaux foliaires, fusionnés en gouttière ou distincts à leur base, occupent tout le bord inférieur et une portion du côté de l'ouverture foliaire, on voit les faisceaux radicaux émaner, soit de la surface ex-

terne plus ou moins saillante du tube caulinaire (divers *Gymnogramme, Pteris),* soit de cette même surface et des faisceaux qui parcourent le coussinet infrapétiolaire (*Balantium, Cibotium,* Cyathéacées). De là, trois types d'insertion dont nous allons décrire quelques exemples.

a. — Racines insérées sur le bord inférieur des mailles.

Le *Didymochlœna truncatula* J. Sm. (*D. sinuosa* Desv.) et le *Woodwardia radicans* Sm., qui ont plus de deux faisceaux foliaires et dont chaque faisceau radical correspond à un foliaire, nous présentent un premier type pour ce genre d'insertion. L'*Asplenum Nidus* L. et l'*Anisogonium seramporense* Prsl. qui n'ont que deux faisceaux foliaires latéraux, nous en fourniront un autre. Les *Diplazium celtidifolium* Kze et *proliferum* Klf. établiront la transition entre ces deux types.

Les rhizomes jeunes de *Didymochlœna truncatula* que j'ai pu disséquer avaient leurs faisceaux caulinaires anastomosés en mailles régulières, arrondies au sommet et un peu rétrécies à la base. De chaque maille partaient deux gros faisceaux supérieurs fixés vers le milieu de sa hauteur (Pl. III, fig. 7, F.) et deux ou quatre faisceaux dorsaux, *f*, beaucoup plus grêles, disposés symétriquement dans sa moitié inférieure. Assez souvent, on trouvait, en outre, un petit faisceaux dorsal médian, *d*, parti du fond de la maille.

Les faisceaux radicaux, généralement au nombre de trois et toujours plus volumineux que les faisceaux foliaires dorsaux, étaient distribués de la manière suivante : l'un d'eux s'attachait dans l'angle basilaire de la maille en dehors du faisceau foliaire médian là où celui-ci existait (Pl. III, fig. 8, *r*); les deux autres (*r'*) étaient placés symétriquement, un peu plus haut, très près de la base des faisceaux foliaires de la paire la moins élevée avec lesquels ils étaient quelquefois unis dans leur partie inférieure. Dans quelques mailles, le nombre des racines était réduit à deux par suppression de l'une des racines latérales (Pl. III, fig. 7, *r'*).

Cette disposition des faisceaux radicaux et leur adhérence assez fréquente avec les faisceaux pétiolaires voisins, rappellent ce que nous avons déjà constaté dans l'*Aspidium Filix-mas* et je pensais, tout d'abord, à réunir cet *Aspidium* et le *Didymochlœna* dans un même type. Mais un travail de M. Trécul et l'observation d'exemplaires très vigoureux de cette plante m'engagèrent à la placer parmi les Fougères qui ont un nombre variable de racines à chaque feuille.

Les tiges que j'ai eu à ma disposition avaient un peu moins de *un centimètre* de diamètre; les faisceaux caulinaires, au nombre de trois ou de quatre, s'anastomosaient en mailles égales, longues de 5 à 6 millimètres; les pétioles recevaient de quatre à sept faisceaux et à chacun d'eux correspondaient deux ou trois racines.

La tige, décrite par M. Trécul, était un peu plus volumineuse; elle avait environ *un centimètre et demi* de diamètre après l'enlèvement des pétioles; ses faisceaux propres étaient au nombre de cinq ou de six, sur les coupes transversales; les mailles avaient 12 millimètres environ de longueur; de chaque maille partaient tantôt sept, tantôt huit faisceaux pétiolaires; les racines étaient au nombre de trois ou quatre pour chaque feuille (1).

Cette comparaison montre qu'une différence, même légère, dans la taille des individus de cette espèce peut entraîner des variations dans le nombre des faisceaux caulinaires, foliaires et radicaux. Pour apprécier l'étendue de ces variations, il eut fallu disséquer de forts exemplaires de cette Fougère qui peut acquérir de grandes dimensions. J'ai dû me contenter d'en examiner des pieds vivants dont la tige dressée, mais basse et très grosse, porte des feuilles longues de près de deux mètres. Cet examen, poussé aussi loin que possible sans compromettre l'existence de la plante, m'autorise à penser que le nombre des

(1) *Remarques sur la position des trachées dans les Fougères.* VII. *Didymochlœna sinuosa* Desv. (*Ann. des sc. nat.*, 5ᵉ sér., t. XII., p. 259.)

racines développées sous chaque feuille peut s'élever jusqu'à six ou sept. Il m'a permis également de constater la ramification des faisceaux pétiolaires dorsaux déjà signalée par M. Trécul ; ainsi que leur anastomose en un réseau à mailles très allongées. Dans un gros pétiole coupé à plusieurs centimètres de son insertion, j'en ai compté vingt-un sur la section transversale ; un peu plus bas, il y en avait dix-neuf qui, probablement, se réduisaient finalement à huit ou neuf insérés directement sur les bords de la maille foliaire.

M. Trécul a publié une savante dissertation sur plusieurs points fort obscurs de l'histoire anatomique et morphologique du *Didymochlœna truncatula*, auquel plusieurs botanistes éminents attribuent à tort une tige arborescente (1), tandis qu'elle est simplement rhizomateuse (2). Le plus gros pied que j'ai vu possède une tige dressée verticalement dont la hauteur au-dessus du sol ne dépasse pas vingt centimètres, bien que son diamètre, y compris les restes des pétioles, atteigne environ quinze centimètres, Cette Fougère n'est pas encore très répandue dans les collections de plantes vivantes et l'on est loin d'être d'accord sur la place qui lui revient dans la classification. Swartz, Poiret, Presl et Willdenow en font un *Aspidium ;* Endlicher l'intercalle entre les *Diplazium* et les *Nephrolepis ;* Mettenius la place dans sa tribu des Davalliacées à côté des *Nephrolepis ;* Arrabida, Raddi et Fée la rangent dans les Aspléniées. Je n'hésiterais pas à donner raison à ces derniers, si les caractères anatomiques pouvaient entrer en ligne de compte pour trancher la question. En effet, par la disposition de son système fasciculaire, par l'existence de nombreux groupes de fibres scléreuses noires, épars dans le parenchyme fondamental de la tige, le *Didymochlœna truncatula* se rapproche surtout du *Woodwardia radicans* que tous les botanistes s'accordent à placer dans les Aspléniées.

(1) De Sternberg, Ad. Brongniart, de Martius, H.-V. Mohl, Corda, J. Raddi, Endlicher, W. Hooker, Mettenius.
(2) D'après les témoignages de Plumier, Desvaux, Presl, Trécul.

Le *Woodwardia radicans*, dont on peut facilement se procurer de fortes tiges, a son réseau libéro-ligneux caulinaire formé de faisceaux aplatis circonscrivant des mailles ovales, qui émettent chacune deux larges faisceaux supérieurs et de quatre à six faisceaux foliaires dorsaux très grêles (Pl. III, fig. 9, F et *f*). Dans la portion inférieure du pétiole, ces derniers s'anastomosent entre eux et avec des branches, *d*, issues des deux gros faisceaux supérieurs le long de leur bord externe.

A leur insertion, les faisceaux radicaux, au nombre de quatre à six, sont exactement opposés à autant de faisceaux pétiolaires dorsaux avec lesquels ils ne s'unissent jamais dans leur partie inférieure, comme il arrive parfois dans les jeunes tiges de *Didymochlœna* et dans les tiges adultes de plusieurs *Aspidium*. Toujours *complètement indépendants* des faisceaux pétiolaires correspondants et beaucoup *plus forts* qu'eux, ils s'élèvent d'abord obliquement, puis se réfractent et s'atténuent avant de quitter la tige (Pl. III, fig. 9, *r*). Une section du coussinet pétiolaire pratiquée à deux millimètres environ au-dessous des insertions superficielles des racines et parallèlement au plan qui renferme toutes ces insertions, fait bien voir la différence de volume qui existe constamment entre les deux sortes de faisceaux qui occupent le côté dorsal du coussinet; mais elle ne suffit pas toujours pour donner une notion bien exacte de leur situation réciproque sur les bords de la maille caulinaire. Ainsi, d'après la fig. 10, pl. III, on pourrait croire que le faisceau radical *r'* correspond au foliaire *f*, le plus voisin, mais en disséquant le tronçon de tige sectionné, je me suis assuré que le faisceau *r* a son insertion près du foliaire *f* et *r'* près de *f'* (Pl. III, fig. 9, 10). Le plus souvent même, les faisceaux éprouvent dans leur trajet intracortical une déviation plus forte que celle qui vient d'être signalée et l'irrégularité plus grande qui en résulte ne s'efface que très près de leur insertion sur le réseau caulinaire.

J'ai dit plus haut que le *Diplazium celtidifolium* et le

D. proliferum pouvaient servir de transition entre les deux types établis pour les Fougères dont les racines partent, en nombre variable, du bord inférieur de la maille foliaire. Le squelette libéroligneux caulinaire de ces *Diplazium* est formé de larges lames anastomosées en un réseau régulier à ouvertures foliaires ovales.

D'ordinaire, chaque maille n'émet que deux faisceaux foliaires latéraux et de deux à cinq faisceaux radicaux (Pl. III, fig. 11, *f*, *r*). A côté de ces mailles, en quelque sorte normales, on en rencontre d'autres qui ont en outre un, deux ou trois petits faisceaux dorsaux, provenant soit directement du fond de la maille (Pl. III, fig. 12, *d*), soit du bord externe des larges faisceaux latéraux *(d')*.

Sur une même tige, le nombre des faisceaux radicaux varie de deux à cinq. L'un d'eux est médian *(rm)*; il occupe le fond de la maille. Quand il y en a deux (Pl. III, fig. 11, *rl*), le second s'attache un peu plus haut sur un des côtés de la maille, à droite du radical médian, par conséquent sur le côté anodique quand la spirale foliaire monte de gauche à droite, comme dans le cas actuel. Quand il y en a quatre ou cinq, ce même côté en porte deux ou trois, tandis que le côté opposé ou cathodique n'en émet qu'un seul.

Lorsqu'il existe des faisceaux foliaires dorsaux, on n'observe aucune relation définie de nombre ou de position entre eux et les faisceaux radicaux.

L'*Anisogonium seramporense* ne possède que deux faisceaux pétiolaires latéraux rubaniformes, étendus parallèlement aux faces latérales du pétiole comme ceux des *Diplazium*. A un ou deux millimètres de leur insertion, ils sont reliés l'un à l'autre, du côté de l'axe de la tige, par une bande libéroligneuse horizontale assez large (Pl. III, fig. 14, a), de sorte qu'une section transversale du coussinet pétiolaire à ce niveau présente un seul faisceau en fer à cheval, dont l'ouverture est dirigée vers l'extérieur. Cette anastomose transversale postérieure des faisceaux foliaires paraît très rare dans les Polypodiacées ; je ne l'ai observée

que dans l'*Anisogonium* et je ne sache pas qu'elle ait été signalée ailleurs (1).

Les faisceaux radicaux présentent la même insertion que ceux du *Diplazium celtidifolium*. Chaque maille en porte de quatre à six dans les plus grosses tiges et de deux à quatre dans les exemplaires moins vigoureux. Les racines de l'*Anisogonium seramporense* produisent quelquefois un bourgeon feuillé à leur extrémité. Je décrirai plus loin ce curieux phénomène de gemmiparité (v. p. 159).

L'*Asplenum Nidus* L. est habituellement traité comme une Fougère terrestre par les horticulteurs. Les échantillons cultivés que j'ai étudiés n'ont donc pas végété dans les conditions que cette plante épiphyte se plaît à rechercher dans sa patrie (v. page 14). Toutefois, cette culture anormale, appliquée à un grand nombre de générations successives depuis l'introduction de cette plante, ne semble pas avoir modifié ses caractères morphologiques.

La tige très surbaissée de cette espèce porte des feuilles en rosette serrée et assez largement insérées. Il en résulte que les mailles du réseau caulinaire sont aussi larges ou même plus larges que hautes et laissent entre la base des deux faisceaux foliaires qu'elles émettent latéralement, un espace assez étendu qui porte deux ou trois faisceaux radicaux (Pl. III, fig. 15).

b. — Racines insérées au-dessous du bord inférieur de la maille foliaire.

Ce mode d'insertion existe dans des Fougères à symétrie radiaire, dont le système libéroligneux caulinaire réticulé (*Adiantum gracillimum*, *neo-guineense*; *Cheilanthes Bergiana*) ou tubuleux (*Gymnogramme*, divers *Pteris*) présente des ouvertures foliaires à base étroite, occupée par deux faisceaux pétiolaires distincts et assez rapprochés ou fusionnés, ou par un seul faisceau en gouttière

(1) M. Trécul mentionne un cas à peu près analogue dans le *Gymnogramme Calomelanos*, où les deux faisceaux pétiolaires « sont ordinairement unis par leur base dorsale et beaucoup plus rarement par leur base aussi du côté supérieur. »

qui revêt entièrement la partie inférieure de l'ouverture foliaire.

Le rhizome presque horizontal de l'*Adiantum gracillimum* Moore, est fort grêle, comme celui de la plupart de ses congénères; son diamètre est de deux millimètres environ. Il est parcouru par trois ou quatre faisceaux *volumineux*, dont les anastomoses assez régulières et très longues déterminent des mailles étroites et relativement courtes. Du bas de chaque maille, mais non pas exactement de son angle inférieur, partent deux faisceaux foliaires qui s'échappent dans le pétiole à peu de distance de leur insertion ; leur trajet intracaulinaire, à travers l'écorce peu développée de la tige, étant très court, il s'ensuit qu'une coupe transversale quelconque de celle-ci ne renferme pas nécessairement des sections de faisceaux pétiolaires, comme il arrive pour la plupart des Fougères à feuilles spiralées et peu écartées.

Immédiatement au bas de chaque maille, on voit deux, trois ou quatre gros mamelons hémisphériques dont le bout rétréci se prolonge dans autant de racines (Pl. III, fig. 16, *r*). Ces mamelons juxtaposés sont rarement placés tous exactement au même niveau : tandis que l'un d'entre eux est situé au-dessous de l'insertion des faisceaux pétiolaires, les autres peuvent être disposés un peu plus haut au niveau même de cette insertion. De là vient que les sections transversales passant par un de ces derniers entament souvent la base de l'ouverture foliaire correspondante (Pl. III, fig. 17). Le trajet intercaulinaire de ces faisceaux radicaux mastoïdes n'est pas oblique ascendant, mais à peu près perpendiculaire à la direction de la tige ; il est donc toujours facile d'en obtenir des sections longitudinales axiles en coupant la tige transversalement. De semblables sections démontrent que le renflement basiliaire de chaque faisceau radical n'est pas déterminé par une augmentation de volume de sa portion conductrice (bois et liber), mais par le développement énorme de son péricycle qui joue probablement le rôle de tissu aquifère (Pl. III, fig. 17, 18).

L'*Adiantum neo-guineense* Moore est une Fougère cespiteuse dont le rhizome abondamment ramifié possède un réseau libéroligneux analogue à celui de l'espèce précédente. Le bord inférieur de chaque maille de ce réseau s'évase vers l'extérieur en une gouttière libéroligneuse, ouverte supérieurement, qui se transforme en un tube avant de pénétrer dans le rameau infrapétiolaire correspondant (Pl. III, fig. 19 *b*). Deux faisceaux foliaires partent de chaque côté de la maille immédiatement au-dessus de l'évasement basilaire du tube libéroligneux raméal. Au-dessous de cet évasement on trouve de deux à cinq faisceaux radicaux disposés en une série courbe parallèlement au bord inférieur de la maille foliaire. Ces faisceaux sont souvent insérés par une large surface, comme ceux de l'*Adiantum gracillimum ;* mais au lieu de s'amincir brusquement, ils s'atténuent graduellement et prennent une forme conique. Leur épatement basilaire est dû non seulement au péricycle qui comprend quatre ou cinq assises amylifères à ce niveau, mais encore à l'élargissement du système libéroligneux.

Tandis que le rhizome des deux *Adiantum* cespiteux précités rampe à peu près horizontalement dans le sol, celui du *Cheilanthes* (*Hypolepis* Hook) *Bergiana* Schl. est court et obliquement ascendant. Malgré cette différence dans le mode de végétation, la disposition et la structure de l'appareil conducteur sont presque identiques dans les deux cas. Je n'ai pu étudier que des exemplaires jeunes de cette espèce. Les faisceaux radicaux peu nombreux (2 à 5) sont renflés en mamelons comme ceux de l'*Adiantum gracillimum ;* mais leur juxtaposition en série transversale est moins régulière que dans cette dernière espèce. Il est fort probable que des plantes plus âgées, à rhizome volumineux, aient des racines plus nombreuses et disposées en touffe serrée au-dessous de chaque feuille, comme celles de certains *Gymnogramme* et *Pteris*, genres voisins des *Cheilanthes* (1).

(1) La constatation de ce fait ne serait pas sans intérêt puisqu'il apporterait

c. — Racines insérées sur le coussinet sous-pétiolaire.

Le troisième type établi (p. 73) parmi les Fougères dont les racines en nombre variable sont insérées chacune par un faisceau radical distinct, n'existe que dans des espèces dont le système libéroligneux *tubuleux* forme, à chaque ouverture foliaire une saillie plus ou moins prononcée, une sorte de coussinet qui porte les faisceaux radicaux. Ce type est relié au précédent par divers *Gymnogramme* et *Pteris* où les coussinets libéroligneux sous-pétiolaires sont à peine marqués. Lorsque ceux-ci sont bien développés, ils sont constitués tantôt par un seul faisceau ou mieux par plusieurs faisceaux fusionnés en gouttière (beaucoup de *Pteris*), tantôt par plusieurs faisceaux indépendants ou anastamosés en réseau (la plupart des Cyathéacées). Entre ces deux cas bien tranchés on trouve des dispositions intermédiaires qui sont fournies par les genres *Cibotium* et *Balantium*.

Dans les rhizomes ascendants des *Gymnogramme* et des *Pteris* dont il s'agit, le système libéroligneux forme un tube percé de petites ouvertures correspondant aux feuilles. Les jeunes tiges de *Gymnogramme hybrida* Martens (1) et de *Pteris umbrosa* R. Br., que j'ai eues à ma dissition, envoyaient dans chaque pétiole deux faisceaux lamellaires, insérés symétriquement sur les côtés de l'ouverture foliaire dans sa moitié inférieure. Au-dessous de cette ouverture, le tube libéroligneux formait une *légère saillie* qui portait de trois à six faisceaux radicaux dirigés obliquement de bas en haut à leur base. Le nombre des faisceaux correspondant à chaque feuille s'accroît probablement à mesure que les individus deviennent plus puissants. Sous ce rapport ces deux espèces se comportent

un nouvel argument aux botanistes qui, comme Mettenius, placent le genre *Cheilanthes* entre *Adiantum* et *Pteris*, en se basant sur la situation des sores et la forme des spores (V. Mettenius : *Ueb. einige Farrngattungen* et *Filices Horti botanici Lipsiensis)*.

(1) On a supposé que cette espèce est un hybride de *G. Chrysophylla* et *Calomelanos.* Voy. Martens : Bull. de l'Acad. de Bruxelles, 1837 ; Bernhardi : *Allgemeine Gartenzeitung.*

sans doute comme plusieurs de leurs congénères dont nous avons étudié des individus d'âges très différents. Parmi elles le *Pteris argyræa* Moore, le *Pteris arguta* Ait. et le *Gymnogramme chrysophylla* Klfs. nous fourniront de beaux exemplaires de cette corrélation entre le nombre des racines et le degré de développement de la plante.

Ces Fougères ont, comme les précédentes, un système libéroligneux caulinaire tubuleux percé de fentes étroites; mais leurs feuilles ne reçoivent de la tige qu'un seul faisceau en gouttière profonde dont la section est hippocrépimorphe. L'insertion de ce faisceau occupe environ les deux tiers ou les trois quarts inférieurs de l'ouverture foliaire et la gouttière qu'il forme persiste plus haut dans le pétiole (*Pteris*, fig. 21, pl. III) ou bien se fend par le dos, dans la base de cet organe, en deux faisceaux lamellaires arqués (*Gymnogramme*, pl. III, fig. 22, *f*).

Dans le *Gymnogramme chrysophylla*, la portion du tube caulinaire située *au-dessous* de la fente foliaire se renfle légèrement, sur sa face externe, en une saillie à contour réniforme ou ovale assez nettement délimité, qui porte les faisceaux radicaux (Pl. III, fig. 22, *r*). Ceux-ci sont au nombre de quatre à six dans les tiges jeunes et de dix à vingt dans les tiges âgées et puissamment développées. A cet égard mes observations concordent avec celles de M. Trécul (1). Dans un seul cas, j'ai vu trois faisceaux radicaux disposés en une série oblique en dehors et au-dessous de la saillie radicifère normale qui en portait six (Pl. III, fig. 23). Les faisceaux foliaires du *Gymnogramme* en question forment, avec le tube caulinaire sur lequel ils sont insérés, un angle assez ouvert, de telle sorte que la saillie radicifère intrapétiolaire paraît indépendante de ce faisceau dont la décurrence est très peu prononcée.

Dans les *Pteris argyræa* et *arguta*, il n'en est pas de même. Leur système libéroligneux caulinaire, en s'évasant graduellement pour émettre un faisceau foliaire et

(1) *Remarques*, etc. *l. c.* p., 233.

former l'ouverture correspondante, détermine une saillie qui a la forme d'un segment de cône creux et renversé (Pl. III, fig. 21, c), constituant ce qu'on peut appeler le *coussinet* ou la *console pétiolaire* du squelette libéroligneux. C'est sur cette saillie, qui *semble* résulter de la décurrence du faisceau foliaire, que sont insérés les faisceaux radicaux au nombre de deux ou trois dans les exemplaires jeunes du *Pteris argyræa*, de cinq à sept dans les individus plus forts de la même espèce (Pl. III, fig. 21, *r*). Sur des tiges jeunes du *Pteris arguta* j'en ai trouvé de quatre à six, tandis que de grosses souches en avaient jusqu'à vingt-cinq sous chaque feuille. Ils sont dirigés de bas en haut avant de s'échapper dans les racines correspondantes. Abstraction faite de leur localisation sous les feuilles, ces racines n'obéissent à aucune loi de position car elles peuvent émaner de tous les points du coussinet pétiolaire.

Dans le *Balantium squarrosum* Kze (*Dicksonia* Sw.), au contraire, les racines les plus élevées d'un même groupe sous-foliaire sont souvent disposées en deux ou plusieurs séries rectilignes (Pl. IV, fig. 1) et cette disposition est liée à l'organisation intérieure du coussinet foliaire dont la portion supérieure est parcourue par plusieurs faisceaux distincts (Pl. IV, fig. 2, *f*). Pour émettre un système foliaire, le tube libéroligneux caulinaire forme une saillie externe en gouttière dont la profondeur augmente à mesure qu'elle s'élève, en même temps que la paroi de la gouttière s'amincit. Bientôt cette gouttière, se fendant d'abord par le dos, puis par les côtés, se résout en plusieurs faisceaux dont les deux supérieurs, isolés plus tardivement, sont toujours plus larges que les faisceaux dorsaux et émettent le long de leur bord externe des branches grêles qui viennent augmenter le nombre de ces derniers. La section transversale ci-contre (fig. 3) qui passe par les coussinets de six feuilles successives montre l'état d'un même coussinet à différentes hauteurs et donne une bonne idée de l'évasement graduel de l'anse libéroligneuse et de sa division en plusieurs faisceaux.

La disposition sériée de la plupart des racines est bien visible sur le tronc après ablation des bases persistantes des pétioles et des poils fins et très denses qui le revêtent d'un manchon épais (Pl. IV, fig. 1).

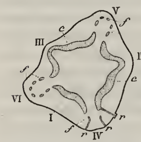


FIG. 3. — *Balantium squarrosum*. Section transversale d'une tige jeune. Gr. nat.

Les chiffres romains I à VI sont placés en regard des coussinets de six feuilles consécutives; ils indiquent l'état d'un même coussinet à différentes hauteurs. *c*, faisceaux du tube caulinaire; *f*, faisceaux foliaires; *r*, faisceaux radicaux.

Les racines supérieures de chaque groupe sous-foliaire forment des rangées longitudinales suivant le trajet des faisceaux pétiolaires dorsaux qui les portent, tandis que les racines inférieures insérées à un niveau où ces faisceaux sont encore fusionnés en gouttière, offrent mois de régularité dans leur disposition (Pl. IV, fig. 2). Quelle que soit la situation de ces organes, le faisceau qui relie leur cylindre central au système caulinaire ne présente jamais, dans son trajet intracortical, cette direction oblique ascendante que nous avons constatée dans nombre d'autres Fougères ; il se détache parfois perpendiculairement (fig. 3, p. 85), comme nous le verrons également dans les *Alsophila* et les *Cyathea*.

Le *Balantium antarcticum* Prsl. et le *Cibotium Schiedei* Cham. et Schl., dont je n'ai pu étudier que des troncs volumineux désséchés depuis longtemps, ont également leurs racines insérées en partie sur l'évasement en gouttière du tube caulinaire, en partie sur les faisceaux dorsaux issus de cette dernière (1).

(1) Les descriptions du pétiole de ces plantes et les figures qui les accompagnent dans plusieurs ouvrages, semblent faites d'après des coupes transversales prises à un ou deux décimètres au-dessus de l'insertion de cet organe : A ce niveau, le système libéroligneux pétiolaire forme en général une gouttière à paroi élégamment ondulée, dont les deux bords sont infléchis parallèlement au côté supérieur du pétiole et ne laissent entre eux qu'une ouverture longitudinale étroite ; mais, plus bas, cette gouttière se fend en trois

Dans ces Fougères arborescentes, il est difficile de dire où finit le coussinet foliaire et où commence le pétiole. La limite entre ces deux régions appartenant l'une à la tige, l'autre à la feuille, n'est accusée par aucun phénomène biologique, ni par aucune particularité anatomique, puisque la partie inférieure des pétioles persiste et conserve sa vitalité assez longtemps sans qu'aucun tissu cicatriciel particulier ne vienne tracer une ligne de démarcation entre l'axe et l'appendice. Comme dans ce cas les racines partent de faisceaux qui vont se prolonger directement dans le pétiole, ne devrait-on pas considérer la base de cet organe comme le lieu d'origine de ces racines latérales normales? L'analogie des *Cibotium* et des *Balantium* avec d'autres Fougères arborescentes de la famille des Cyathéacées nous empêchera de commettre cette erreur.

Les feuilles des *Alsophila* et des *Cyathea* s'implantent sur des coussinets bien délimités, parcourus également par plusieurs faisceaux (1) qui portent généralement les racines de la plante. Ces feuilles ne se détachent pas immédiatement après leur mort tout entières de la tige; elles laissent sur ses flancs les tronçons basilaires de leurs pétioles, dont le parenchyme interfasciculaire se détruit rapidement. Bientôt, il ne reste plus de ces organes qu'un étui creux de sclérenchyme brun renfermant les faisceaux libéroligneux accompagnés de gaînes ou de bandes de tissu sclé-

segments : *deux supérieurs* placés symétriquement dont la section transversale rappelle deux chiffres 7 se regardant par leurs crochets horizontaux (Γ7); *un segment inférieur* en forme d'arc étendu entre les extrémités des branches obliques des deux segments supérieurs. Plus près encore de l'insertion du pétiole l'arc inférieur se montre divisé en plusieurs faisceaux.

(1) Parmi les espèces étudiées jusqu'à ce jour l'*Alsophila pruinata* Klfs fait seul exception. Suivant Presl (*Die Gefæssbundel im Stipes der Farne*, p. 37, tab. VII. fig. 6), Karsten (*Die Vegetationsorg. d. Palmen*, in Gesammte Beitræge, Bd. I, p. 166, tab. XII, fig. 1 4) et Mettenius (*Filices horti botanici*, p. 110), le pétiole de cette Cyathéacée ne reçoit de la tige qu'un seul faisceau en gouttière dont les bords sont infléchis vers le centre de l'organe. Karsten a eu l'occasion d'observer le même fait dans le *Cyathea glauca* Kl. et l'*Alsophila microphylla* Kl. dont les pétioles reçoivent habituellement plusieurs faisceaux séparés à leur départ de la tige. Ce sont là des exemples remarquables à ajouter aux espèces qui, par leurs caractères structuraux, mènent graduellement des Polypodiacées aux Cyathéacées, en passant par les Ptéridées et les Dicksoniées.

rifié et bruni. Si les conditions requises pour la croissance des racines sur toute l'étendue de la tige (voir p. 12) sont réalisées, ces organes recouvrent bientôt les restes du pétiole ; si, au contraire, ces conditions font défaut, ces restes disparaissent à la longue, laissant à la surface du tronc une cicatrice très-nette, formée par une lame de

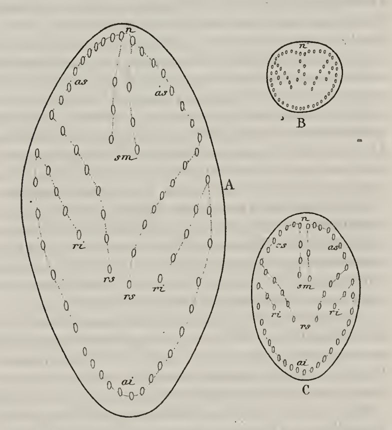


Fig. 4. — Cicatrices foliaires de Cyathéacées montrant la disposition des faisceaux en trois groupes. A, *Cyathea medullaris;* B et C, *Alsophila eriocarpa*. Gr. nat.

Les faisceaux de chaque groupe sont réunis par une ligne ponctuée.

ai, arc inférieur formé par les faisceaux dorsaux périphériques ; *ri*, *ri*, séries rentrantes des extrémités de l'arc inférieur. *as*, *as*, arc supérieur ; *rs*, *rs*, séries rentrantes des extrémités de cet acte ; *sm*, les deux séries rentrantes médianes, formées par les faisceaux appelés centraux ; *n*, faisceaux médians périphériques de l'arc supérieur.

Les cicatrices B et C proviennent, l'une (B), de la région supérieure, l'autre (C), de la région moyenne d'un même tronc.

sclérenchyme qui s'est différenciée au ras de la tige, bien avant la mort de la feuille. Dans cette cicatrice, on voit la trace des faisceaux qui pénétraient dans le pétiole. Chez les plantes âgées ces faisceaux ont une disposition à peu près constante dont nombre de figures ont été publiées dans les ouvrages de A. P. de Candolle, Brongniart, H. Mohl, Corda, Karsten, Mettenius, Reichhardt, de Bary et Thomé. Ils forment deux arcs dont l'un (fig. 4, *ai*, p. 87; Pl. IV, fig. 4, *ai*) est parallèle avec le bord inférieur, et l'autre (*as*) avec le bord supérieur de la cicatrice. Les extrémités de ces deux arcs sont infléchies en dedans et dirigées de haut en bas, de telle sorte que leurs faisceaux forment de chaque côté deux séries (*rs* et *ri*) qui courent à peu près parallèlement de la périphérie vers le milieu de la cicatrice. De plus, dans l'espace circonscrit par l'arc supérieur sont contenus quelques faisceaux réunis en un petit groupe central (*sm*) qui paraît indépendant des groupes supérieurs.

Mohl, Karsten et Lestibondois ont indiqué d'une manière insuffisante les rapports de ces faisceaux avec ceux de la tige. Mettenius, Trécul et de Bary en ont donné des descriptions plus précises auxquelles j'emprunterai les notions qui me paraissent indispensables pour l'intelligence de ce que j'aurai à dire touchant l'insertion des racines (1).

« On sait, dit M. Trécul, surtout depuis le travail de H. Mohl publié en 1833, que, vu longitudinalement dans son ensemble, débarrassé de tous les tissus environnants, le corps cellulo-vasculaire principal, entouré de toutes part par une gaîne prosenchymateuse, dont il est séparé par une couche mince de parenchyme semblable à celui de la moelle et de l'écorce, se montre plus ou moins ondulé, traversé çà et là par des fentes à bords saillants en dehors, dont chacune correspond à une insertion de feuille, et qui,

(1) Mohl : *De structura caudicis filicum arborearum*, 1833. — Karsten : *Die Vegetationsorgane der Palmen*, 1847. — Lestiboudois : *Comptes rendus*, 1854. — Mettenius : *Ueb. den Bau von Angiopteris*, 1864. — Trécul : *Position des trachées*, VIII. — *Remarques sur la structure des Cyathéacées*, 1869. — De Bary : *Vergleich. Anat.*, 1877.

à cause de cela, ont été appelées par les anatomistes : *ouvertures foliaires, fentes* ou *lacunes foliaires*. C'est à l'existence de ces fentes qu'est due, sur la coupe transversale, l'apparence de faisceaux semi-lunaires, à cornes infléchies vers l'extérieur et dont quelques-uns, plus larges que les autres, souvent à double courbure, simulant l'assemblage de deux faisceaux, représentent la portion du tube coupée au-dessus ou au-dessous d'une insertion de feuille, comme l'a dit M. Mohl. » A côté de ce corps libéroligneux principal, la plupart des Cyathéacées possèdent de petits faisceaux surnuméraires épars dans la moelle et aboutissant au bord des ouvertures foliaires (*faisceaux intramédullaires*) (1) ; de plus, certaines espèces en ont en dehors du tube libéroligneux, dans l'écorce où ils forment un réseau irrégulier (*faisc. intracorticaux*) (fig. 6 et 7, *ic*, p. 96 et 97).

Les faisceaux visibles dans une cicatrice foliaire peuvent se partager en un groupe inférieur et deux groupes supérieurs. Le groupe inférieur comprend : 1° les faisceaux périphériques de l'arc inférieur ou faisceaux dorsaux (fig. 4, *ai*, p. 87), provenant du bord postérieur ou externe d'un lobe sortant (Pl. IV, fig. 3, *b*), qui occupe la moitié ou les trois quarts inférieurs de l'ouverture foliaire ; 2° de chaque côté, une série rentrante (fig. 4, *ri*) dont les faisceaux s'attachent sur le bord antérieur ou interne, peu étendu, de ce même lobe (Pl. IV, fig. 3, *b'*). Les séries rentrantes des extrémités de l'arc inférieur n'existent pas dans les plantes jeunes ; elles apparaissent et multiplient leurs faisceaux à mesure que les plantes grossissent et que les feuilles développées sont plus puissantes.

Les faisceaux supérieurs de la cicatrice (*as*), qui n'embrassent pas le sommet de l'ouverture foliaire comme les inférieurs, entourent sa base, forment deux groupes symétriques par rapport au plan médian du pétiole. Cette divi-

(1) Les espèces des genres *Cibotium* et *Balantium*, le *Plagiogyria biserrata*, les *Alsophila pruinata* et *blechnoïdes* sont dépourvus de faisceaux intramédullaires.

sion des faisceaux en un groupe de droite et un groupe de gauche est rarement manifeste dans la cicatrice, mais elle est très marquée à leur insertion sur la partie supérieure de l'ouverture foliaire. Celle-ci forme en effet de chaque côté un lobe court et large en proportion du nombre des faisceaux qu'il soutient (Pl. IV, fig. 3, *ll'*). Les faisceaux les plus haut placés sur un côté donné et la partie supérieure (*l'*) du lobe qui les porte, se dressent et s'infléchissent en dehors pour former la moitié périphérique correspondante de l'arc supérieur, tandis que la partie inférieure (*l*) de ce même lobe s'infléchit vers le centre du pétiole et donne lieu à la série rentrante (fig. 4, *rs*) de ce côté de l'arc supérieur. Dans les plantes âgées, le faisceau inférieur de cette série est toujours placé dans le prolongement d'un faisceau provenant de la moelle de la tige (Pl. IV, fig. 7, 12, *m'*).

Il nous reste à montrer la provenance des faisceaux centraux (fig. 4, *sm*) enfermés dans l'espace circonscrit par l'arc supérieur. Suivant Mohl, Karsten, Mettenius et de Bary, ils sont dus exclusivement à la prolongation de faisceaux intramédullaires. Dans plusieurs espèces, Mettenius assigne la même origine aux deux faisceaux antérieurs médians périphériques (fig. 4, *n*). M. Trécul, au contraire, a toujours rencontré ces deux faisceaux émanant du bord de l'ouverture foliaire et il a montré qu'ils étaient le point de départ de deux séries rentrantes médianes (*sm*), auxquelles doivent être rapportés les faisceaux centraux qui ne seraient que des dépendances de l'arc supérieur. Ce savant botaniste qui a étudié, mieux que ses devanciers, les rapports des faisceaux intramédullaires entre-eux et avec le système tubuleux caulinaire, ainsi que leur destination après leur passage dans l'ouverture foliaire, nous explique fort ingénieusement la position centrale de ces faisceaux : « En admettant, dit-il, un allongement, comme par une sorte de traction, des tissus vasculaires qui effectuent l'insertion de ces faisceaux, on arrive à pouvoir considérer les faisceaux centraux les plus bas placés dans

la cicatrice, comme formant le sommet organique de celle-ci, de même que dans la Figue le sommet organique est au fond de la cavité » (1).

La description précédente nous suffira pour montrer l'insertion des racines dans la plupart des Cyathéacées étudiées ; mais, plus loin, nous aurons besoin de la compléter en indiquant la distribution du système fasciculaire intra-cortical, qui existe dans plusieurs espèces et qui, dans l'une d'elles, forme un réseau radicifère.

Avant les travaux de Karsten, de Mettenius et de M. Trécul, on admettait que les racines de ces Fougères s'échappent de tous les points de la surface du tronc (p. 3), qu'elles peuvent recouvrir d'une enveloppe épaisse et compacte (p. 11). Karsten nous apprend qu' « il existe un grand nombre de jeunes racines sous chaque feuille », et que « leur croissance est ralentie et suspendue jusqu'à ce qu'il intervienne des conditions extérieures favorables à leur développement ultérieur » (*l. c.*, p. 190). « Outre ces racines produites en même temps que les feuilles, il s'en forme encore d'autres par multiplication des cellules du tissu cambial du cylindre ligneux déjà complètement différencié » (*l. c.*, p. 163) (2).

Les indications de Mettenius sont un peu plus précises: « Chez les Cyathéacées, dit-il, les racines partent des faisceaux émanés du bord inférieur de l'ouverture foliaire. Ces racines sont nombreuses et disposées en deux séries sur chaque faisceau. Elles naissent de bonne heure, mais n'atteignent pendant longtemps qu'un faible développe-

(1) Dans les deux pages précédentes j'ai parfois reproduit presque textuellement les descriptions si claires et si précises de M. Trécul. Néanmoins, certaines de ses conclusions sur l'origine des faisceaux centraux de la cicatrice me semblent peu conformes à la réalité des faits, autant du moins que j'en puis juger d'après les squelettes de *Cyathea* et d'*Alsophila* que je possède et que je décrirai plus tard. Le simple examen des figures 7, 11 et 12 de la planche IV suffit pour légitimer les réserves que je fais à cet égard.

(2) Cette production *accidentelle* de racines *adventives* ne paraît pas exister chez ces Fougères. Je n'ai jamais vu ces organes *naître* ailleurs que dans le point végétatif terminal de la tige. On peut croire que l'assertion de Karsten repose simplement sur l'observation du développement tardif de racines *latérales normales* demeurées stationnaires, peu de temps après leur apparition.

ment. Elles forment bientôt de petits mamelons au dos des coussinets foliaires et ce n'est que longtemps après qu'elles continuent leur croissance et recouvrent alors, en la cachant, toute la surface de la tige »(1).

M. Trécul, de même que les botanistes précédents, s'occupe fort peu des « faisceaux des racines adventives ». Il rappelle « seulement qu'ils naissent près du bord saillant des ouvertures du tube vasculaire, principalement sur la partie de ce bord qui porte les faisceaux pétiolaires dorsaux (fig. 5) et qu'il naît aussi de ces racines adventives en grand nombre et suivant une ou deux rangées, à la face externe de la portion basilaire des faisceaux du pétiole encore plongée dans le parenchyme cortical de la tige » (*l. c.*, p. 271).

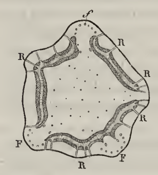


Fig. 5. — *Alsophila excelsa.* Section transversale d'une tige jeune à entre-nœuds très courts. Gr. nat.

F, coussinets foliaires, montrant les sections des faisceaux foliaires *f*; R, racines insérées sur le bord ou près du bord saillant des ouvertures foliaires et s'échappant horizontalement à travers l'écorce.

Malgré sa concision, cette description de M. Trécul rectifie et complète en partie les indications données par Karsten et Mettenius. Elle est exacte et se rapporte à toutes les Cyathéacées étudiées par ce botaniste dans son mémoire sur la structure des Cyathéacées; mais elle ne convient pas, comme on pourrait le croire d'après les citations précédentes, à toutes les espèces arborescentes de cette famille, car au double point de vue de l'insertion et

(1) *Ueb. den Bau von Angiopteris*, p. 527. — Cet arrêt dans le développement des racines ne se produit pas chez les *Balantium* et les *Cibotium* pour des raisons que nous avons déjà indiquées (p. 13).

de la croissance des racines les genres *Balantium* et *Cibotium* diffèrent des autres Cyathéacées (Voy. p. 13 et p. 84).

Cette remarque faite, je n'aurai que peu de chose à ajouter aux faits déjà connus. Des sept espèces que j'ai étudiées, trois appartiennent au genre *Cyathea (C. medullaris* Sw., *Dregei* Kze., *arborea* Sm.), quatre au genre *Alsophila* (*A. australis* R. Br., *excelsa* R. Br., *Moorei* J. Sm., *eriocarpa* Fée). Les matériaux frais ne m'ont fait défaut que pour le *Cyathea arborea*.

A part l'*Alsophila eriocarpa*, toutes ces espèces ont leurs racines insérées comme l'indique M. Trécul. Le nombre de ces organes varie non seulement avec l'âge de la plante, mais encore avec l'intensité de sa croissance. Pendant les premières années de l'existence de la plante, la puissance du sommet végétatif de la tige augmente progressivement, les entre-nœuds se succèdent de plus en plus larges et la tige prend la forme d'un cône renversé; les feuilles successivement épanouies deviennent de plus en plus grandes et le nombre des racines nées sous chacune d'elles est de plus en plus considérable. A un moment donné, *plus tard* ou *plus tôt*, suivant que les conditions *extérieures* nécessaires à la végétation sont *plus* ou *moins* favorables, cet élargissement du sommet végétatif s'arrête; les nouveaux nœuds et entre-nœuds qui s'y forment ont tous exactement la même largeur et la tige devient cylindrique. L'établissement plus ou moins tardif de cette stabilité dans le jeu du méristème terminal explique les différences considérables de grosseur qu'on observe souvent entre troncs de la même espèce. Suivant l'intensité de la croissance longitudinale des cellules qui se différencient, à la limite inférieure du méristème terminal, pour donner les tissus définitifs, les cicatrices et les coussinets foliaires qu'elles surmontent s'allongent plus ou moins. Si cette intensité demeure constante pendant la différenciation anatomique des entre-nœuds successifs de la région cylindrique du tronc, les cicatrices et les coussinets acquièrent partout à peu près la même longueur et le nombre des racines correspondant

à chaque feuille est sensiblement le même. Si, au contraire, elle varie en diminuant, à un moment donné, comme il arrive généralement lorsque des plantes déjà fortes sont transportées de leur station naturelle dans nos serres, les cicatrices et les consoles foliaires restent plus courtes et celles-ci portent un nombre moins grand de racines. Nous avons observé très nettement ce phénomène dans plusieurs Cyathéacées. Dans la région inférieure et la région supérieure d'un fort tronc de *Cyathea medullaris*, les cicatrices avaient environ sept centimètres de longueur, les coussinets en avaient onze et chacun d'eux portait une centaine de mamelons radicaux demeurés stationnaires. Dans la région moyenne, où la croissance avait été plus rapide et plus intense, la longueur des cicatrices atteignait douze centimètres, celle des coussinets de vingt à vingt-trois centimètres et ceux-ci portaient de 200 à 250 racines rudimentaires. Des différences analogues existaient dans un *Alsophila eriocarpa*, dont nous avons représenté, à la page 87, deux cicatrices empruntées, l'une (*B*) à la région supérieure du tronc, l'autre (*C*) à sa région moyenne (1).

Suivant que les coussinets sont courts ou longs, les faisceaux qui les parcourent demeurent isolés (Pl. IV, fig. 4), ou s'anastomosent les uns avec les autres. Ces anastomoses n'ont lieu habituellement que dans la région basilaire du coussinet (Pl. IV, fig. 6).

Les lèvres plus ou moins saillantes de l'ouverture foliaire et les faisceaux qui en émanent sont recouverts d'une mince gaîne de sclérenchyme trouée, sur sa face externe,

(1) Cet allongement des cicatrices et leur écartement plus grand sur cette région du tronc, ont fait croire à Brongniart (*Histoire des Végét. fos.*, fasc. 3, p. 154) que la tige des Cyathéacées conservait longtemps la faculté de croître en longueur sur ses divers points, se distinguant en celà de la généralité des autres. Cette opinion, reproduite par M. Duchartre dans ses *Eléments de botanique* (3e édit. 1885, p. 286) doit être rejetée. En effet, toute croissance intercalaire *tardive* est impossible dans ces tiges dont *le méristème terminal, cessant de bonne heure de se cloisonner vers le bas, convertit rapidement en tissus définitifs tous les élémens formés à sa limite inférieure.* La longueur plus grande des cicatrices et des intervalles qui les séparent, dans une région donnée à la tige, est due uniquement à l'activité plus grande de la végétation au moment où les tissus de cette région se sont formés et différenciés.

de nombreux petits orifices en forme de boutonnière, livrant passage aux faisceaux radicaux qui s'en échappent à peu près horizontalement (Pl. IV, fig. 5, 6, r). Jamais on ne voit de racines sortir des cryptes ou fossettes, remplies d'une poussière brunâtre (cellules dissociées), qui existent plus ou moins nombreuses, sur chaque console foliaire.

Aux six espèces dans lesquelles j'ai trouvé les racines localisées sous les feuilles, il convient d'ajouter les suivantes dont le système fasciculaire a été décrit par Mettenius, de Bary et Trécul : *Cyathea glauca* Bory (Trécul), *C. Imrayana* Hook. (de Bary), *Alsophila aculeata* J. Sm. (Trécul), *A. radens* Klfs. (Mettenius), *A. Hœnkei* Prsl. (Mett.), *Hemitelia capensis* R. Br. (Mett.) ; ce qui donne un total de douze espèces chez lesquelles cette localisation des racines est dûment constatée.

Trois d'entre ces Cyathéacées, l'*Alsophila Hœnkei*, le *Cyathea Imrayana* et le *Cyathea arborea*, possèdent des faisceaux intra-corticaux placés à l'extérieur de la gaîne prosenchymateuse brune qui entoure le tube libéroligneux principal. L'existence de semblables faisceaux a été signalée, en termes assez vagues, dès 1838, par A. Richard, dans la sixième édition de ses *Nouveaux éléments de botanique*, p, 130. Leur distribution sur la coupe transversale est bien figurée par C.-H. Schultz dans le tronc d'une Fougère arborescente du Brésil, appartenant probablement, d'après ce botaniste, au genre *Alsophila* (1). Reichhardt les a également représentés, mais sans en connaître la signification, dans des troncs d'*Alsophila aculeata* Kl. (*A. armata* Prsl.) et d'*Alsophila caracasana* Kl. provenant du Venezuela (2).

Aucun de ces botanistes n'indique les connexions de ces faisceaux avec le système libéroligneux principal. Ces

(1) *Sur les vaisseaux du latex* (Mémoires présentés à l'Acad. des sciences, t. VII, p. 99. pl. 22 et 23 (1841).

(2) *Die Gefæssbundelvertheilung im Stamme u. Stipes d. Farne*, pl. II, fig. 24 et 26 (Denkschriften der Akad. d. Wissensch. Wien, XVII Bd. 1859).

connexions n'ont été décrites que dans trois espèces : dans l'*Alsophila Hœnkei* par Mettenius (*l. c.*, p. 528), dans le *Cyathea Imrayana* par de Bary (*l. c.*, p. 305) et dans le *Cyathea arborea* par M. Trécul (*l. c.*, p. 290). Il est à noter que les racines de ces trois espèces sont localisées sur les coussinets foliaires, comme celles de leurs congénères qui sont dépourvues de faisceaux intracorticaux. Cela se voit clairement dans les figures du *Cyathea Imrayana* publiées par de Bary. Parlant des faisceaux intracorticaux de l'*Alsophila Hœnkei*, Mettenius dit que « la gaîne prosenchymateuse de ces deux cordes descendantes n'est jamais traversée par des racines comme les cordes qui vont de la moitié inférieure de la lacune foliaire dans la feuille ». M. Trécul ne signale pas de racines sur les faisceaux intracorticaux du *Cyathea arborea* qu'il a examinés et je n'en ai pas trouvé non plus dans un tronc desséché de cette espèce, envoyé de la Martinique.

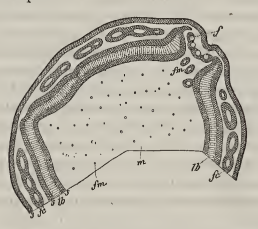


Fig. 6. — *Cyathea arborea*. Section transversale incomplète de la tige. Gr. nat.

s, sclérenchyme bruni ; *lb*, système libéroligneux principal ; *fc*, faisceaux intracorticaux ; *fm*, faisceaux intramédullaires ; *f*, faisceaux foliaires.

Mes recherches sur la distribution des racines chez les *Cyathea* et les *Alsophila* étaient terminées depuis quelque temps, sans m'avoir fourni d'autres résultats que ceux indiqués plus haut, lorsqu'un accident très heureux mit à

ma disposition des matériaux frais d'un *Alsophila eriocarpa* Fée, originaire du Brésil (1), dont l'étude me révéla plusieurs faits intéressants, notamment l'existence d'un *réseau radicifère* très développé dans l'écorce de la tige.

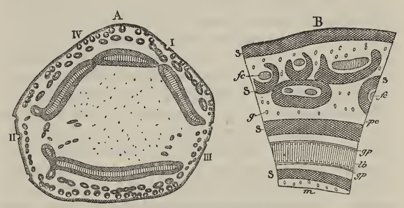


FIG. 7. — *Alsophila eriocarpa.*

A, section transversale de la tige. Gr. nat. Les chiffres romains de I à IV correspondent à des ouvertures foliaires consécutives.

B, portion grossie d'une section transversale; *s*, sclérenchyme bruni; *fc*, faisceaux intracorticaux; *pc*, parenchyme cortical; *g*, cellules gommeuses; *gp*, endoderme et péricycle; *lb*, système libéroligneux principal; *m*, parenchyme médullaire.

Ce qui attire tout d'abord l'attention, dans cette Cyathéacée, c'est le nombre extraordinaire des faisceaux intracorticaux. On n'en compte pas moins de 70 à 80 sur une section transversale, tandis qu'il n'en existe guère qu'une vingtaine dans le *Cyathea arborea* que j'ai étudié (fig. 6, p. 96), environ trente dans le *Cyathea Imrayana* figuré par de Bary et quarante dans l'*Alsophila* indéterminé représenté par Schultz, bien que les troncs de ces trois dernières espèces fussent plus larges que celui de notre *Alsophila eriocarpa*, qui n'avait que 0^m05 environ de diamètre. De plus, au lieu d'être placés, comme d'habitude, sur une seule circonférence, ces faisceaux forment deux rangées

(1) Le tronc de cette plante, haut de 1^m30, n'avait que 0^m05 environ de diamètre. Une échelle, en tombant, le brisa à un mètre de sa base.

circulaires concentriques. Ceux de la rangée externe sont plus nombreux et souvent plus grêles que les autres et portent de nombreuses racines (Pl. IV, fig. 8, *r*.)

La section transversale complète que nous représentons (fig. 7, *A*) montre l'anneau libéroligneux principal (*lb*) interrompu en quatre points (I, II, III et IV) qui correspondent à des ouvertures foliaires consécutives. L'une d'elles (I) est sectionnée au sommet, un peu au-dessus d'une cicatrice foliaire ; une autre (II) aux deux tiers environ de sa hauteur, immédiatement au-dessous du bord inférieur d'une cicatrice ; la troisième (III) au niveau de son tiers inférieur et la quatrième (IV) tout à fait à sa base. Le système fasciculaire intracortical est bien développé en regard de la base et du sommet de l'ouverture ; dans la moitié inférieure de celle-ci (III), il n'est plus représenté que par quelques faisceaux et il disparaît enfin complètement immédiatement au-dessous de la cicatrice (IV), où des faisceaux destinés à la feuille forment une seule série entre les deux bords de l'ouverture.

Voyons maintenant quelles sont les connexions des faisceaux intracorticaux entre eux et avec les autres parties du système libéroligneux caulinaire. Ceux de chaque rangée s'unissent, de distance en distance, les uns aux autres, de manière à former un réseau à mailles fort inégales ; il en résulte deux réseaux superposés. Les faisceaux du réseau externe, toujours plus nombreux et unis en mailles plus longues que ceux du réseau interne, sont accompagnés de gaînes prosenchymateuses incomplètes, fendues longitudinalement à leur face externe en regard de la ligne d'insertion des nombreux faisceaux radicaux : ils constituent un *réseau radicifère*. Ceux du réseau interne n'émettent point de racines ; ils sont entourés de gaînes prosenchymateuses fermées, dont la disposition réticulaire ne reproduit pas toujours fidèlement celle des faisceaux inclus. Souvent, en effet, l'on voit deux faisceaux, bien distincts et séparés par du parenchyme fondamental, cheminer longtemps côte à côte, dans une gaîne commune, avant de s'anastomoser (fig. 7, *B*).

Les deux réseaux ne sont pas indépendants l'un de l'autre mais reliés par des branches très obliques. Certains faisceaux du réseau interne peuvent même sortir du rang, s'intercaler aux faisceaux du réseau externe, devenir radicifères et ne s'unir avec l'un d'eux qu'après un trajet vertical parfois assez long. Réciproquement, mais plus rarement, le réseau externe émet des faisceaux qui vont prendre rang dans le réseau interne.

Les connexions de ce système intracortical avec les autres parties de l'appareil conducteur de la tige, ne peuvent être bien déterminées qu'au moyen de squelettes dépouillés de leurs gaînes sclérenchymateuses, car celles-ci masquent souvent des anastomoses qu'il importe de connaître. Ces gaînes résistant à la macération la plus prolongée, il faut les enlever par fragments, avec beaucoup de précaution, pour ne pas rompre les liaisons des faisceaux qu'elles protègent. C'est par ce procédé que nous avons obtenu, non sans peine, des préparations qui nous ont permis de voir clairement les rapports des différentes parties du système libéroligneux.

Les faisceaux intracorticaux n'entrent pas en communication *directe* avec le cylindre libéroligneux principal de la tige. Lorsqu'ils arrivent en regard d'une ouverture foliaire ils s'anastomosent avec des faisceaux émanés des bords de cette ouverture (Pl. IV, fig. 9, *f*). Ces anastomoses ayant lieu dans le coussinet foliaire, à des niveaux de plus en plus élevés pour les divers faisceaux du système intracortical, déterminent sa réduction progressive (Pl. IV, fig. 9 et page 97, fig. 7, *A*). Dans le haut du coussinet on ne trouve plus, entre les bords de l'ouverture foliaire, qu'une seule rangée de faisceaux qui contribuent à former l'arc inférieur de la cicatrice. Ces faisceaux sont-ils de même *valeur* morphologique que leurs homologues, qui, dans les autres Cyathéacées, se rendent directement et séparément des bords de l'ouverture dans le pétiole? On ne saurait l'affirmer, car ils se continuent inférieurement dans le double réseau formé par l'union

intime du système intracortical avec les faisceaux issus des bords de la fente foliaire.

Les faisceaux intracorticaux montant de chaque côté de l'ouverture foliaire s'unissent, dans le haut de celle-ci, avec plusieurs d'entre les faisceaux qui contribuent à la formation de l'arc supérieur de la cicatrice foliaire correspondante. A ce même niveau ils reçoivent parfois des branches (Pl. IV, fig. 10, *i*), issues de faisceaux intramédullaires greffés sur le bord de l'ouverture du tube libéroligneux principal. Il se produit ainsi des sortes de *plexus latéraux* (Pl. IV, fig. 10, *p*, *p*) qui se résolvent en branches montantes pour former de chaque côté une partie du système intracortical au-dessus de la cicatrice foliaire. Il nous reste à voir d'où provient la portion médiane de ce système située en regard du sommet de l'ouverture foliaire. Nous venons de montrer comment elle disparaît progressivement, dans le bas de l'ouverture, par association avec les faisceaux émanés de cette dernière, à mesure qu'on remonte vers la cicatrice correspondante. Au-dessus de cette dernière la portion médiane du système intracortical est reconstituée par des faisceaux qu'on pourrait appeler *réparateurs* et qui se trouvent en connexion avec les intramédullaires aboutissant au-dessous des faisceaux des deux séries rentrantes médianes de l'arc foliaire supérieur (Pl. IV, fig. 10, 11, 12). Parfois, plusieurs de ces faisceaux réparateurs forment, à peu de distance de leur insertion sur les intramédullaires, un *plexus médian* (Pl. IV, fig. 10, *m*), qui envoie des branches anastomotiques aux faisceaux émanés des plexus latéraux. Parfois, aussi, l'un ou l'autre des faisceaux réparateurs, opposés aux moyens périphériques de l'arc supérieur, est dû à la prolongation directe d'un intramédullaire (Pl. IV, 11 et 12, *m*).

Ces deux sortes de faisceaux (intracorticaux et intramédullaires) ont d'ailleurs la même constitution. La section transversale d'un faisceau intracortical simple, pratiquée loin de toute anastomose, est *circulaire* et présente les tissus suivants en allant de l'extérieur vers l'intérieur :

un endoderme dont les cellules contiennent une matière résineuse rouge, un péricycle de deux ou trois assises, du liber formant une ceinture *continue* autour du bois qui est constitué en majeure partie par des vaisseaux scalariformes (*métaxylème*) entremêlés de parenchyme conjonctif. *Au centre* de ce massif ligneux il existe un îlot de tissu

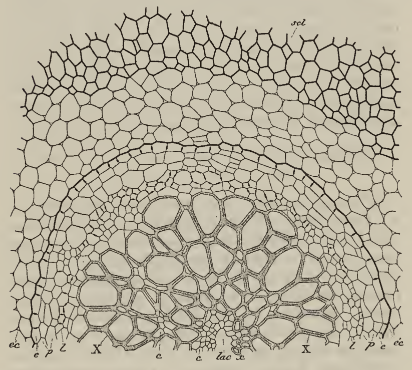


Fig. 8. — Section transversale de la moitié d'un faisceau intracortical de l'*Alsophila eriocarpa*.

scl, sclérenchyme engaînant le faisceau ; *éc*, parenchyme cortical ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, liber ; X, métaxylème ou second bois primaire ; *x*, protoxylème ou bois primordial (premier bois primaire) occupant le centre du faisceau ; *lac*, lacune centrale provenant de la destruction du protoxylème ; *c*, parenchyme conjontif intervasculaire.

conjonctif et quelques vaisseaux réticulés qui représentent le bois primordial (*protoxylème*) dont certains éléments ont été détruits, laissant à leur place une petite lacune (fig, 8).

Lorsque ces faisceaux *concentriques simples à protoxy-*

lème central s'associent pour former les mailles du réseau intracortical, ils donnent lieu à des cordons plus ou moins larges, dont la section est *elliptique* et présente *deux* groupes de protoxylème, situés vers les foyers de l'ellipse et environnés *de tous côtés* par le métaxylème.

Les faisceaux concentriques à protoxylème central sont connus depuis longtemps chez les Fougères. M. Trécul, qui les a observés dans la moelle des Cyathéacées (1) et dans le rhizome du *Pteris aquilina* (2), dit avec raison que leur constitution est « fort remarquable ». Elle diffère en effet de celle que l'on rencontre dans les faisceaux de la plupart des Fougères et c'est à tort qu'on la décrit encore de nos jours, dans plusieurs ouvrages didactiques, comme appartenant à la généralité des plantes de cet ordre (3).

B. Racines en nombre variable insérées sur un tronc ou faisceau radicifère commun.

Ce mode d'insertion a été mentionné brièvement par M. Trécul dans trois Aspléniées (4) : le *Blechnum occidentale* L., le *Blechnum brasiliense* Raddi et l'*Asplenum Serra* Langsd. et Fisch. Il paraît fort rare dans la première de ces espèces où, malgré de nombreuses dissections, je ne l'ai jamais rencontré (v. p. 57); mais j'ai pu l'étudier attentivement dans les deux autres et, de plus, dans le *Scolopendrium officinale* DC., où il existe toujours. Le faisceau radicifère qui part de l'angle inférieur d'une maille foliaire, porte de 2 à 4 racines dans le *Ble-*

(1) Ann. sc. nat., 5e série, t. XII, p. 292.

(2) Ann. des sc. nat., 5e sér., t. X, p. 354.

(3) Les nombreuses observations de M. Trécul et celles de plusieurs autres botanistes. ont montré que les vaisseaux primordiaux des Fougères occupent généralement la *périphérie* de la masse ligneuse du faisceau. On les trouve rarement au bord interne, assez souvent au côté externe, le plus fréquemment peut-être aux extrémités latérales du corps vasculaire, surtout quand celui-ci est élargi tangentiellement. Nos propres recherches ont confirmé ces faits et nous ont appris en outre que *les faisceaux bicollatéraux sont plus fréquents* chez les Fougères que les faisceaux concentriques.

(4) M. Trécul en signale un quatrième exemple un peu différent dans le *Diplazium proliferum*, où il a vu « quatre ou cinq faisceaux radiculaires, qui produisent *un plus grand nombre* de racines ».

chnum brasiliense, de 3 à 10 dans le *Scolopendrium officinale* et jusqu'à 20 dans l'*Asplenum Serra*.

Blechnum brasiliense. — Plusieurs forts exemplaires de cette espèce, que j'ai examinés, avaient leur réseau caulinaire formé de mailles un peu rétrécies à la base et arrondies au sommet. A son départ de la tige, chaque pétiole avait, en général, six faisceaux : deux supérieurs plus gros, deux moyens et deux inférieurs beaucoup moins volumineux (Pl. IV, fig. 13). Les premiers (*f*) partent du milieu des faisceaux caulinaires qui bordent la maille ; les faisceaux moyens (*f'*) s'embranchent généralement sur les précédents, tandis que les faisceaux inférieurs (*f''*) naissent un peu plus bas, directement des bords de la maille. Ces derniers peuvent s'unir l'un à l'autre et avec les faisceaux moyens par des anastomoses transversales ou obliques (Pl. IV, fig. 13).

Le fond de la maille est occupé par un faisceau radicifère (Pl. IV, fig. 13, *R*) dont la surface d'insertion est réniforme ; un peu plus haut, sa section devient elliptique. A deux ou trois millimètres de sa base, il se divise en deux branches inégales dont la plus faible se continue directement dans une racine (Pl. IV, fig. 13, *r*) tandis que la plus grosse se réfracte plus ou moins, puis se partage à son tour en deux faisceaux, le plus souvent égaux, qui s'échappent dans deux racines situées un peu plus bas que la première (fig. 13, *r'*). Quelquefois le tronc radicifère commun émet sa première branche très près de son insertion sur le fond de la maille (Pl. IV, fig. 14). Parfois les deux branches sont égales et se bifurquent toutes deux donnant ainsi quatre faisceaux radicaux ; mais ce nombre peut également résulter de la tripartition de la plus volumineuse des deux branches, quand celles-ci sont d'inégale grosseur.

Scolopendrium officinale. — Bien que cette plante ait été étudiée par plusieurs botanistes, les indications con-

cernant ses racines sont contradictoires. Suivant Duval-Jouve (1) « de *chaque côté* de la base du pétiole, au-dessous du point d'insertion, naît une forte racine ». Cette assertion est combattue par M. Conwentz (2) qui n'a jamais trouvé « qu'*une seule racine* au-dessous de chaque feuille ». Le désaccord de ces botanistes appela de bonne heure mon attention sur la Scolopendre officinale, dont je me suis procuré de nombreux échantillons de taille très variée et de provenances très diverses. Malgré l'étendue de mes recherches, je n'ai jamais trouvé moins de trois racines pour chaque feuille ; souvent même, j'ai vu leur nombre s'élever jusqu'à huit ou dix.

La simple inspection de la surface d'un rhizome convenablement préparé permet de voir au bas de chaque pétiole, plusieurs racines rapprochées les unes des autres, mais disposées sans régularité (Pl. IV, fig. 15). Dans les exemplaires chétifs, venus dans des endroits rocailleux, il y en a ordinairement trois ou quatre, parfois cinq, rarement davantage; tandis qu'on en trouve de cinq à dix chez les individus plus vigoureux, cultivés en pot ou poussés spontanément, sous des bois touffus, dans un sol riche en humus.

Quels sont les rapports de ces racines avec le système fasciculaire de la tige? Celui-ci est constitué par des mailles en forme de losange ou d'ellipse allongée, émettant chacune, au niveau de son tiers inférieur, deux faisceaux pétiolaires. Du fond de la maille émane un faisceau volumineux, le faisceau radicifère, qui se renfle graduellement en montant obliquement dans l'écorce de la tige, en même temps qu'il s'élargit transversalement, c'est-à-dire perpendiculairement au plan médian de la feuille correspondante (Pl. IV, fig. 16). A quelques millimètres de son insertion, ce tronc radicifère se divise tantôt brusquement en autant de fascicules qu'il y a de racines, tantôt

(1) *L. c.*, p. 17, fig. 17.
(2) *L. c.*, p. 654,

en deux ou plusieurs branches dont les partitions donnent alors seulement les faisceaux qui se rendent dans les racines. Celles-ci sortent chacune isolément de la surface du coussinet pétiolaire ; à leur émersion, elles ont toutes la même grosseur ; aucune d'elles ne paraît être plus spécialement le prolongement direct du tronc d'origine.

Je me garderai de soutenir que le nombre des racines ne puisse descendre à deux comme le veut Duval-Jouve, ou même à une seule ainsi que le prétend M. Conwentz. Néanmoins, l'existence constante de plus de deux racines, dans les nombreux exemplaires de taille différente, que j'ai examinés avec le plus grand soin, m'autorise à croire que les observations de ces botanistes pourraient n'être pas très exactes. Elles sont, de part et d'autre, relatées trop laconiquement pour que l'on puisse préciser les causes de l'erreur dont elles me semblent entachées. Toutefois, on conçoit fort bien que ces botanistes n'aient pu être d'accord en cette question, lorsqu'on sait, d'une part, que Duval-Jouve arrachait les pétioles et, avec eux, les racines qu'il croyait nées sur les faisceaux pétiolaires ; d'autre part, que M. Conwentz avait pour but principal d'étudier le squelette fasciculaire de la tige et débarrassait probablement celle-ci sans beaucoup de précaution, de ses feuilles et de ses racines pour en faciliter la dissection. Dans le premier cas, on ne pouvait voir ni les connexions des racines entre elles, ni leurs rapports avec le réseau caulinaire ; dans le second, la portion basilaire du tronc radicifère demeurait seule en place et l'erreur devenait alors d'autant plus facile à commettre que toutes les autres Aspléniées étudiées par M. Conwentz ne possèdent qu'une seule racine médiane sous chaque feuille.

Dans le *Scolopendrium Hemionitis* L., que je n'ai pas eu l'occasion d'étudier, Duval-Jouve a trouvé « de chaque côté de la base du pétiole, deux racines très rapprochées, souvent réunies à leur émersion et divisées aussitôt après ». Un examen plus attentif lui aurait probablement montré, pour ces quatre racines, des dispositions analogues à celles que je viens de décrire dans la Scolopendre officinale.

Asplenum Serra. — La ramification du faisceau radical de l'*Asplenum Serra* fut découverte par M. Trécul. Bien qu'une circonstance fortuite l'eût empêché d'étudier complètement la seule tige qu'il possédât, cet habile botaniste put constater les faits suivants : « Les racines qui sortent de la base du pétiole naissent d'un faisceau en gouttière parti du bas de la maille... La gouttière se change, à trois

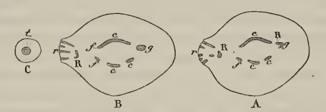


Fig. 9. — *Asplenum Serra.* Gros. 5.

A et B, sections transversales de la tige ; *c*, faisceaux formant le réseau caulinaire ; *f*, faisceaux foliaires ; *g*, faisceau gemmaire ; R, tronc radicifère ; *r*, racines.

C, section transversale d'un rameau sous-pétiolaire, au niveau de son insertion ; *t*, système libéroligneux fermé en tube.

millimètres de son insertion, en un tube cylindrique, du sommet duquel émanent une vingtaine de racines (1). » Dans une autre publication, il rappelle le fait précédent et en signale un autre non moins intéressant : « Dans l'*Asplenum Serra*, dit-il, le *corps vasculaire* creusé en gouttière à sa base, fermé en tube à son extrémité, inséré à la base de chaque maille du système vasculaire de la tige, et qui ne produit ordinairement que les racines de la plante (environ une vingtaine à son extrémité), se prolonge quelquefois en un bourgeon qui devient un nouveau rhizome (2). »

Ces observations de M. Trécul ne sont pas en tous points conformes aux miennes ; cependant rien ne m'autorise à les croire inexactes, car sous le rapport qui nous occupe spécialement ici l'*Asplenum Serra* présente habituellement des variations assez notables.

(1) *Remarques*, etc. (*Ann. sc. nat.*, 5e sér., t. XII, p. 228-231.)

(2) *Ramification du rhizome de l'Aspidium quinquangulare*, (*Ibid.*, p. 366).

Le rhizome de cette Fougère, dépouillé des poils qui cachent sa surface, montre au-dessous de chaque feuille une plage circulaire brun noirâtre, large de deux à trois millimètres, de laquelle s'échappe un bouquet de 10 à 20 racines, en général fort grêles, accompagnées parfois d'un rameau à base étroite. L'insertion de ce dernier peut se trouver au milieu de la touffe de racines (Pl. IV, fig. 17, *g*) ou au bord inférieur de la plage radicifère ou bien en dehors et au-dessous de celle-ci (Pl. IV, fig. 18, *g*). Dans les exemplaires que j'ai eu à ma disposition, les racines ne sortaient jamais de la base même du pétiole, comme cela avait lieu dans la tige étudiée par M. Trécul.

Le réseau caulinaire est formé par des faisceaux larges et plats, laissant entre eux des mailles étroites mais fort longues, dont les deux faisceaux pétiolaires occupent à peu près le tiers de la hauteur (Pl. IV, fig. 19, *f*). La base arrondie de chaque maille est embrassée par un faisceau creusé en gouttière qui, ainsi que le dit M. Trécul, « ne produit ordinairement que les racines de la plante ». Jamais, dans ce cas, je n'ai vu la gouttière se changer en un tube cylindrique avant de produire les faisceaux qui vont dans les racines. Voici ce que j'ai toujours observé.

A peu de distance de son insertion, la gouttière devient moins large, sa profondeur diminue en même temps que le faisceau arqué qui la constitue, se renfle en son milieu au fond de la gouttière. A mesure qu'on s'élève ce renflement augmente, la gouttière s'efface de plus en plus et, bientôt, le tronc radicifère prend la forme d'un cordon à section transversale d'abord réniforme, puis à peu près elliptique (fig. 10). Il est alors constitué par un endoderme plissé dont les cellules sont superposées à celles d'un péricycle qui a une épaisseur variable en différents points d'une même section. Au-dessous se trouve une couche *continue* de liber entourant un massif ligneux dans lequel on distingue de nombreux groupes de vaisseaux primordiaux (*protoxylème*), répartis en différents points du corps ligneux, mais surtout a sa périphérie. Les vaisseaux

scalariformes, épaissis et lignifiés après les précédents (*métaxylème*), sont très nombreux et entremêlés d'un tissu conjonctif assez abondant, qui entoure çà et là des éléments vasculaires non encore différenciés. La figure du bois et du liber varie considérablement le long d'un même faisceau. Au niveau où celui-ci présente une section ellipti-

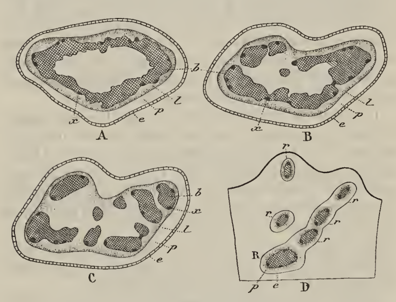


Fig. 10. — *Asplenum Serra.*

A, B, C, sections tranversales d'un même tronc radicifère; D, section transversale d'une portion de la tige au niveau du bord inférieur d'une plage radicifère

e, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber; *b*, bois; *x*, protoxylème. Le centre du tronc radicifère est occupé par du tissu conjonctif et des éléments vasculaires non différenciés.

Dans la fig. D, *r* représente des racines sectionnées résultant de la ramification du tronc radicifère.

que, le corps vasculaire a parfois la forme d'un anneau fermé, dont le bord externe et le bord interne sont plus ou moins festonnés. Mais cet anneau n'est en aucune manière comparable au prétendu *corps vasculaire tubuleux* dont parle M. Trécul (1). Il entoure un tissu composé uni-

(1) Ce botaniste comprend en effet sous le nom de *corps vasculaire* le système libéroligneux tout entier (bois, liber, tissu conjonctif intervasculaire et péricyclique).

quement d'éléments conjonctifs et de cellules vasculaires non différenciées ; il n'est jamais séparé d'une moelle centrale par une gaîne protectrice, un péricycle et un liber interne, comme cela se voit dans la base des rameaux infrapétiolaires de l'*Asplenum Serra*, que nous décrivons plus loin (page 141).

A trois ou quatre millimètres de son insertion, le faisceau radicifère commence à partager son bois en massifs inégaux accompagnés de liber et séparés par du tissu conjonctif. Un peu plus haut, il se divise successivement en 10 à 20 fascicules distincts à structure bicollatérale, entourés chacun par un endoderme spécial, mais ne présentant pas encore nettement la structure caractéristique du cylindre central des racines dans lesquelles ils vont se prolonger (fig. 10, B, C, D).

J'ai dit plus haut qu'il existe assez fréquemment, sous la base du pétiole, un rameau qui peut occuper diverses positions par rapport aux racines et qui est parcouru à sa base par un système libéroligneux tubuleux rattaché au réseau caulinaire par le tronc radicifère en forme de gouttière. Voici ce qu'on observe habituellement dans ce cas. A un millimètre environ de son insertion sur le réseau caulinaire, la gouttière rapproche ses bords l'un de l'autre et se change en un tube cylindrique dont la paroi, renforcée à ce niveau par le faisceau radicifère, est généralement plus épaisse au côté qui regarde l'axe de la tige mère. L'adhérence du système libéroligneux du rameau avec le tronc radicifère est le plus souvent peu étendue ; ce dernier se détache parfois déjà du bord de la gouttière au point où celle-ci va se fermer en un tube ; ailleurs, la séparation et l'isolement des deux systèmes a lieu un peu plus haut, vers le milieu de leur trajet intracaulinaire. Ce sont là les dispositions les plus fréquentes, celles que l'on rencontre habituellement quand le rameau est inséré sous la plage radicifère ou près de son bord inférieur. Mais, lors même que la base du rameau se trouve entourée par les racines, la plupart de celles-ci s'embranchent sur un faisceau dont

la moitié supérieure au moins est libre de toute adhérence avec le tube raméal; quelques-unes seulement s'implantent directement sur ce dernier. Je n'ai jamais observé, ni la concrescence totale des deux systèmes, ni leur indépendance complète pendant leur trajet intracortical. On doit néanmoins admettre que ces deux cas extrêmes puissent être réalisés et que l'examen d'un très grand nombre de tiges amènerait probablement leur découverte (1).

Disposition du système libéroligneux et des racines dans les Osmondacées.

Si mes recherches sur la disposition des faisceaux dans la tige des Osmondacées confirmaient celles des botanistes qui l'ont décrite antérieurement, il suffirait ici de rappeler en peu de mots les résultats de leurs travaux, savoir que ces Fougères ont leur système libéroligneux caulinaire composé de traces foliaires unifasciculées, disposées suivant le type général des Dicotylédones et que chaque trace émet deux racines latérales avant de s'échapper dans une feuille. Il existerait donc, sous ce rapport, une différence fondamentale entre les Osmondacées, qui auraient *des traces foliaires unies en sympodes isolés et enroulés en hélices*, et la plupart des autres Fougères dont *les faisceaux caulinaires sont ondulés en sinusoïdes et soudés en réseau.* Or, cette différence est moins grande qu'on ne l'admet, car les Osmondacées ont, comme beaucoup de Fougères, leurs faisceaux, ou du moins les cordons ligneux de ces faisceaux, *anastomosés en mailles correspondant aux feuilles*.

Avant d'exposer mes propres recherches, qui démontrent ce fait, je reproduirai le passage suivant dans lequel de Bary (2) résume les observations antérieures de Gœppert (3),

(1) L'*Asplenum Serra* est peu répandu dans les jardins botaniques et dans les autres établissements d'horticulture ; il est donc assez difficile de s'en procurer de nombreux exemplaires.
(2) *Vergleich. Anatomie der Vegetationsorg.* p. 290, fig. 128, 129 et 130.
(3) *Ueber die fossile Gattung* Tubicaulis (Flora, 1848, p. 513, Pl. IV. A.)

Unger (1) et Milde (2), en même temps que ses recherches personnelles sur l'*Osmunda regalis :*

« Le rhizome adulte possède des entre-nœuds courts et porte des feuilles disposées suivant la divergence 5/13. Dans les exemplaires vigoureux, son axe est occupé par un prisme pentagonal irrégulier, large d'environ six millimètres se composant d'un cylindre (anneau) fibro-vasculaire entouré par une gaîne étroite de parenchyme à membranes minces et d'une moelle centrale parenchymateuse parsemée de cellules scléreuses brunies. Ce prisme est enfermé dans une écorce épaisse de 2 à 5^{mm}, formée d'un sclérenchyme brun-noirâtre très amylifère, que les faisceaux fibro-vasculaires, également accompagnés d'une mince gaîne parenchymateuse, traversent obliquement pour se rendre du cylindre central dans les feuilles (*l. c.*, fig. 128). Chaque feuille reçoit un faisceau. Dans le cylindre central, la disposition des faisceaux est absolument semblable à celle que l'on trouve dans certains Conifères à feuilles alternes (*l. c.*, fig. 130). Un faisceau venant d'une feuille *n* pénètre dans le cylindre et descend en général à peu près verticalement à travers treize entre-nœuds. Arrivé au niveau de la feuille *n-13*, située plus bas sur la même verticale, il se courbe en dehors pour s'unir au côté anodique du faisceau appartenant à la feuille *n-8*, avec lequel il se fusionne. Rarement, dans les cas observés, l'union et la fusion avaient lieu après un trajet plus court, par exemple pour le faisceau 10, à huit entre-nœuds au-dessous du niveau où il quitte le cylindre central. Le volume des faisceaux atteint son maximum à leur sortie du cylindre caulinaire ; leur section transversale simule alors un fer à cheval ; dans le pétiole, ils conservent cette forme ou prennent celle d'un croissant. Dans le cylindre central, ils décroissent d'abord graduellement à mesure qu'ils descen-

(1) *Ein fossiles Farrnkraut aus der Ordnung der Osmundaceen, nebst vergleichende Skizzen über den Bau des Farrnstammes.* (Denkschs. de Wiener Akad. Bd. VI, 1854).

(2) *Monographia Osmundae*, p. 32.

dent, puis ils s'atténuent rapidement et prennent une section cunéiforme. Ils sont à ce moment séparés les uns des autres par d'étroites bandes de parenchyme (rayons médullaires)..... Immédiatement avant de quitter le cylindre central, chaque faisceau foliaire émet deux racines ».

De Bary a observé, dans le *Todea africana* et le *Todea hymenophylloides* la même structure que dans l'*Osmunda regalis*. Il conclut en disant que la course des faisceaux de ces plantes est entièrement conforme au type des Dicotylédones et qu'elle se rapproche en particulier de celle que l'on connaît dans certains Conifères (*Juniperus*, *Widdringtonia*). Cette conclusion, appuyée sur l'autorité indiscutable d'un botaniste si éminent, fut acceptée universellement et sans restriction, bien qu'on se trouvât en présence d'une disposition tout à fait exceptionnelle parmi les Fougères (1).

L'examen d'un certain nombre de coupes transversales, faites dans le seul but de vérifier l'insertion des racines indiquée par de Bary, me fit voir que, après l'émission de ces dernières, le faisceau en gouttière (en forme de fer à cheval ou hippocrépimorphe sur la section transversale), au lieu de se déjeter tout entier dans la feuille, ne lui cède que la bande courbe qui forme le fond de la gouttière, tandis que les bords de celle-ci (c'est-à-dire les deux branches du fer à cheval) demeurent dans le cylindre central de la tige. Ce simple fait me fit douter de l'exactitude du schéma décrit et figuré par de Bary.

Je crus pouvoir découvrir la marche de ces faisceaux en employant la dissection ordinaire si facile pour les Fougères où chaque faisceau possède un endoderme spécial. Après plusieurs tentatives infructueuses pour les isoler, soit en enlevant l'écorce et le liber continu extérieur aux cordons ligneux, soit en enlevant la moelle sur des tiges partagées longitudinalement, j'eus recours au procédé men-

(1) Toutes les exceptions de ce genre, pour peu qu'elles ne semblent pas établies d'une façon incontestable, ne sauraient trop attirer l'attention des investigateurs.

tionné à la page 21. On retranche d'"abord, à l'aide d'un fort scalpel, la majeure partie de l'écorce scléreuse brunie, sans entamer le parenchyme mou qui entoure directement le cylindre central ; puis on achève d'isoler ce dernier en détachant, de bas en haut et par petits éclats, le reste de l'enveloppe corticale sclérifiée. Le cylindre central ainsi préparé est ensuite placé successivement dans les deux liquides éclaircissants, puis lavé à l'eau et coloré par la fuchsine comme nous l'avons expliqué plus haut. La macération prolongée dans la potasse et l'eau de Javel, outre qu'elle rend le liber translucide, le ramollit au point qu'on peut l'écarter facilement sans endommager le bois des faisceaux qui se dessine en rouge sur un fond incolore, formé par la moelle et le parenchyme interfasciculaire.

Il suffit de jeter un coup-d'œil sur la figure (pl. V, fig. 2) reproduisant fidèlement, d'après nature, un squelette obtenu par ce procédé pour voir immédiatement que la disposition des faisceaux n'est pas conforme à la description donnée par de Bary. Pour faire mieux saisir la différence qui existe entre les résultats de ce botaniste et les miens, je suivrai d'abord, comme lui, la marche des faisceaux de haut en bas.

D'un feuille n quelconque, un faisceau pénètre dans le cylindre central de la tige et descend à peu près verticalement pendant *huit* entre-nœuds. A ce niveau, ou parfois déjà plus haut, *il se divise en deux branches*, dont l'une, celle de droite, va s'unir au côté anodique du faisceau $n-8$, tandis que l'autre, celle de gauche, continuant sa marche descendante, va rejoindre le côté cathodique du faisceau $n-13$. Ainsi, par exemple, dans un cycle foliaire complet, le faisceau de la quatorzième feuile se raccorde, par sa branche droite, avec celui de la sixième et, par sa branche gauche, avec celui de la première (pl. V, fig. 1). Tous les faisceaux se comportant de même, celui de la feuille $n+6$ ou 22 envoie au faisceau $n-5$ ou 9 sa branche gauche qui *ferme ainsi une maille* comprise entre l'insertion des faisceaux foliaires 1, 6, 9 et 14. Mais la description qui

8

précède est défectueuse à un double point de vue. Tout en montrant la formation des mailles du système fasciculaire de la tige, elle peut faire croire que celui-ci est entièrement constitué par des traces foliaires ; de plus, elle ne met pas suffisamment en lumière l'analogie de structure qui existe entre l'Osmonde et les autres Fougères à symétrie axile. Néanmoins, elle n'aura pas été inutile, puisqu'elle démontre que le schéma publié par de Bary serait encore inexact, même au cas où l'on admettrait, avec ce botaniste, que le système ligneux caulinaire ne comprend que des traces foliaires.

Voyons maintenant comment on doit envisager la constitution du réseau fasciculaire de l'*Osmunda regalis*.

Après avoir émis deux faisceaux radicaux *r* et *r'* (Pl. V, fig. 1) le tronc vasculaire *N*, en forme de gouttière, au lieu de se déjeter tout entier dans la feuille correspondante, se divise en trois branches *p*, *a* et *n* (Pl. V, fig. 1 ; fig. 11, p. 116). La branche externe *p*, qui est en quelque sorte la continuation du fond de la gouttière, se rend seule dans la feuille insérée à ce niveau. Les branches *a* et *n*, placées dans le prolongement des parois latérales de la gouttière vasculaire, demeurent dans la tige et ouvrent la maille du réseau caulinaire placée au-dessus du tronc *N*. La branche droite, *a*, limite cette maille dans son tiers inférieur, en parcourant, de bas en haut, cinq entre-nœuds, puis elle s'anastomose avec la branche gauche *f*, émanée d'un tronc voisin un peu au-dessus du niveau où il s'est divisé pour donner le faisceau de la feuille $N + 5$. Le tronc $N + 13$, qui résulte de cette union, parcourt huit entre-nœuds et complète le côté droit de la maille considérée. Le côté gauche de celle-ci est formé par la branche *n*, soudée avec le faisceau *i*, homologue de la branche *a*, issu du tronc vasculaire $N - 5$, qui n'est pas représenté dans le schéma que nous figurons ; il en résulte le tronc $N + 8$, émettant le faisceau *n'*, homologue de *a* qui rejoint la branche gauche, *a'*, du tronc $N + 13$, pour fermer le haut de la maille.

Avant de construire le schéma de la course des faisceaux, il était utile de contrôler, à l'aide de sections transversales, les résultats fournis par la dissection. En effet, même dans les plus grosses tiges (1), le cylindre central une fois dépouillé du manchon libérien continu qui enveloppe les faisceaux ligneux, n'a plus que 4^{mm} environ de diamètre. Ces faisceaux, au nombre de treize en général, sont par suite très rapprochés, et, en les examinant extérieurement, même avec une forte loupe et bien qu'ils soient colorés par la fuchsine, on peut ne pas remarquer la connexion de deux faisceaux voisins unis seulement par leur arête interne ou inversement leur indépendance, lorsque, pour ainsi dire accolés et séparés seulement par deux ou trois assises de parenchyme interfasciculaire, ils semblent ne former qu'un seul cordon. D'autre part l'examen de la face interne du système fasciculaire, après l'ablation de la moelle sur une tige partagée longitudinalement, tout en montrant assez nettement la disposition réticulée de ce système, ne donne que des renseignements insuffisants sur le mode de formation de la gouttière qui résulte de la concrescence de deux faisceaux caulinaires voisins avec la portion décurrente du faisceau foliaire correspondant. Le contrôle par des séries de coupes transversales me sembla donc indispensable.

Pour faire cette opération dans les meilleures conditions possibles il convient de choisir une tige bien droite, dont la spirale phyllotaxique soit absolument régulière et ne change pas de valeur sur l'étendue du tronçon que l'on se propose de sectionner. On enlève, à l'aide d'un scalpel, la base des pétioles avec une portion de l'écorce sclérifiée de la tige en ayant soin de laisser autour du cylindre libéroligneux un manchon cortical ayant partout la même épaisseur. On aperçoit alors très nettement les sections intracorticales des faisceaux pétiolaires dont la disposi-

(1) La tige entourée par les pétioles persistants et les racines forme une masse compacte qui peut atteindre un diamètre de 10 à 15 centimètres.

tion en spires secondaires très régulières permet de conclure à la régularité de la spirale fondamentale. Pour avoir un point de repère, on pratique une encoche longitudinale suivant une génératrice du cylindre ainsi préparé ; puis on débite celui-ci en tranches égales à l'aide d'un micro-

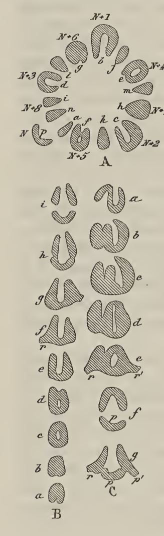


Fig. 11. — *Osmunda regalis.*

A, disposition des faisceaux ligneux dans une section transversale de la tige.

B, sections transversales d'un faisceau normal à différentes hauteurs. En *f*, on voit le départ d'une racine *r*.

C. *a-f*, formes anormales les plus fréquentes ; *g*, montre le départ normal des racines *r* et *r'* et du faisceau pétiolaire *p*.

tome. C'est ainsi que j'ai obtenu des séries de 40 à 50 coupes assez minces comprenant tout un cycle foliaire, c'est-à-dire treize entre-nœuds. Rien n'est plus facile que de

suivre, sur de semblables préparations, la marche de chaque faisceau, les variations de sa forme à différents niveaux et ses connexions avec les faisceaux voisins.

Considérons (dans la fig. 11, *A* ci-contre) les faisceaux *a* et *n* immédiatement au-dessus du niveau où le foliaire *p*, appartenant à la feuille *N*, vient de s'en détacher. Le faisceau *a* va s'unir à une branche issue du faisceau *f*; il demeure généralement indépendant de ce dernier jusqu'au-dessus du niveau où le foliaire $N + 5$ se sépare du faisceau *f*, qui dans cet intervalle prend successivement les différentes formes représentées par les faisceaux *e*, *d*, *c* et *b*, qui donnent les foliaires intermédiaires $N + 4$, $N + 3$, $N + 2$ et $N + 1$. Si, comme il arrive parfois, l'union des deux faisceaux *a* lieu plus bas, entre le bord interne de *a* et le bord gauche de *f* creusé en gouttière, ils forment ensemble une lame contournée dont la section transversale ressemble à la lettre S (fig. 11, *C*, *a*). Le faisceau *n* s'unit de bonne heure au faisceau *i*, provenant du tronc vasculaire qui, plus bas, a donné le foliaire $N - 5$. De leur union résulte le tronc qui émettra le foliaire $N + 8$. Ce tronc, considéré de bas en haut (fig. 11, *B*) présente d'abord, au milieu de sa face externe, un sillon qui accuse sa double origine (*a*); puis, le sillon s'effaçant, il prend une section transversale, ovale ou trapéziforme (*b*, *c*); bientôt il s'échancre légèrement sur sa face interne (*d*), en même temps qu'il apparaît, dans son intérieur, un îlot de parenchyme conjonctif qui le rend tubuleux (*c*, *d*); l'échancrure de la face interne devenant plus profonde et le parenchyme conjonctif plus abondant, la lame vasculaire qui les sépare s'amincit graduellement et disparaît bientôt ; à ce moment, le tube se transforme en une gouttière (*e*) ; plus haut cette gouttière émet un faisceau radical de chaque côté (*f*, *g*), puis la bande vasculaire courbe, qui en forme le fond, s'en sépare et se continue dans une feuille, tandis que les bandes latérales à section cunéiforme demeurent dans le cylindre central de la tige (*h*, *i*).

Les dessins de la fig. 11, *B*, représentent des sections d'*un même* tronc vasculaire prises à différents niveaux

successifs pendant son trajet à travers huit entre-nœuds. Mais il est évident qu'une seule section transversale de la tige peut également montrer les mêmes variations dans la forme des cordons ligneux. Ainsi le tronc résultant de l'union de n avec i (fig. 11, A) et correspondant au foliaire $N+8$, prendra successivement la forme des faisceaux h, g, f, e, d, c, b et a n p, correspondant aux foliaires intermédiaires $N+7$, $N+6$..... N.

A côté des dispositions que je viens de décrire et qu'on peut appeler normales, on rencontre parfois des modifications qu'il est bon de noter bien qu'elles soient négligeables dans la construction du schéma du réseau fasciculaire. Nous avons déjà signalé celle qui donne lieu à la formation de lames vasculaires contournées en S (fig. 11, C, a).

D'autres fois l'anastomose de deux faisceaux, au lieu de s'effectuer d'abord par leur bord interne, comme dans le cas précédent, commence par le milieu (fig. 11, b) ou par la portion externe de leur face latérale (c et d). Ce mode particulier d'union semble être lié à une autre anomalie qu'on observe souvent dans ce cas, sur le plus volumineux des deux faisceaux anastomosés. Au lieu de s'ouvrir en gouttière celui-ci peut demeurer tubuleux jusqu'au-dessus du niveau où il émet des racines (e); mais sitôt que le foliaire s'en détache, le tube se fend également à sa face interne pour isoler les deux faisceaux caulinaires cunéiformes. Une seul fois j'ai vu ceux-ci réunis encore par leur pointe interne alors que le faisceau foliaire était déjà complètement libre (f).

En résumé, si l'on fait abstraction de la portion décurrente des faisceaux foliaires reliant deux faisceaux caulinaires voisins par leur bord externe en une gouttière qui s'efface graduellement en descendant, on peut dire que *les faisceaux ligneux caulinaires de l'Osmunda regalis sont ondulés en sinusoïdes verticales très étirées et soudés par leurs convexités de manière à former un réseau dont les mailles étroites et très allongées correspondent aux feuilles.*

C'est ainsi que les faisceaux caulinaires aa' et nn' (Pl. V,

fig. 1), après s'être séparés, bien au-dessous du niveau où le foliaire *N* devient libre, pour ouvrir une maille, se soudent le premier avec *ff'*, le second avec *ii'*, puis se rapprochent de nouveau et s'anastomosent pour fermer la maille à peu près au niveau de l'insertion du foliaire *N+13*. L'angle inférieur de la maille ainsi délimitée est entièrement occupé par l'insertion du faisceau foliaire dont la base décurrente forme une longue saillie en gouttière comparable en tous points à celle qui existe dans le coussinet pétiolaire de plusieurs autres Fougères (divers *Pteris*, *Aneimia*).

Au bas de la maille, on trouve deux faisceaux radicaux, un de chaque côté de la saillie infrapétiolaire (1). Ces deux faisceaux ne sont pas toujours situés exactement l'un en face de l'autre; souvent celui de droite s'insère un peu plus haut que celui de gauche (fig. 11, *B*, *f* et *g*). Leur système ligneux se raccorde normalement avec les côtés de la gouttière ou du tube vasculaire un peu au-dessous du départ du faisceau foliaire ; mais il reste toujours indépendant de ce faisceau et même de sa base décurrente, comme on le voit dans la figure 11, *C*, *g*, dans laquelle l'insertion des racines a lieu à un niveau où le faisceau foliaire s'apprête à quitter le cylindre central de la tige. Lorsqu'il existe des dispositions anormales, analogues à celles représentées en *e*, dans la figure 11, *C*, à la page 116, le raccordement s'opère à la fois avec la paroi latérale du tube et avec la face externe du faisceau caulinaire soudé à ce tube. Les relations de l'appareil conducteur de la racine avec celui de la tige sont les mêmes que dans les autres Fougères étudiées précédemment et fournissent une nouvelle preuve en faveur de la nature caulinaire des faisceaux que de Bary prenait pour des traces foliaires (2).

(1) Duval-Jouve dit que « les pétioles émettent une racine dorsale, rarement deux superposées » (*l. c.* p. 2).

(2) Si l'on admettait l'existence de traces foliaires chez les Osmondacées, ces traces se réduiraient aux portions décurrentes des faisceaux foliaires, et ne contribueraient en aucune manière à la constitution du réseau caulinaire.

Deux autres Osmondacées, l'*Osmunda palustris* Sturm (1) et le *Todea barbara* Moore (*T. africana* Willd.), que j'ai examinées, ont la même structure que l'*Osmunda regalis*. Toutes les plantes de cette famille méritent de fixer l'attention des anatomistes. Quelques-unes seulement ont été étudiées avec soin. La structure si remarquable de leur cylindre central, composé de faisceaux collatéraux, dont les cordons ligneux sont anastomosés en réseau, rappelle celle qu'on connaît dans les *Botrychium*, parmi les Ophioglossées. Sous ce rapport les Osmundacées diffèrent totalement des Schizéacées et des Marattiacées. Mais elles ressemblent d'une part aux premières par la disposition des sporanges, le mode de formation du sporange et des spores, l'existence d'un seul faisceau pétiolaire dans chaque feuille, la direction descendante des racines dans l'écorce de la tige. La ressemblance est surtout frappante entre les genres *Aneimia* et *Osmunda*. Elles se rapprochent d'autre part des secondes par la forme et la déhissence du sporange, par le développement et la durée du prothalle et sa tendance vers la diœcie, par l'émission, sous chaque feuille, de deux racines qui descendent obliquement dans l'écorce de la tige, enfin par la croissance terminale de la racine au dépens de quatre cellules mères équivalentes. Ces affinités existent surtout entre les *Todea* et les *Angiopteris*. Les Osmondacées établissent donc une transition très nette entre l'ordre des Fougères et celui des Marattioïdés.

III. Racines insérées sur le pétiole

L'insertion des racines sur le pétiole même, qu'on a signalée indûment dans plusieurs genres de Fougères (*Aspidium*, *Athyrium*, etc.), n'est en réalité constatée que dans le *Ceratopteris thalictroides* Brongn. (2).

(1) Cette espèce, qui croit dans l'Amérique tropicale, est considérée par Schrader comme une simple variété de l'*Osmunda regalis* L.

(2) L. Kny : *Die Entwickelung der Parkeriaceen*, (Nova Acta Leop. Car. Acad., Bd. XXXVII, 1875). Cette Fougère aquatique et annuelle est ordinairement placée, avec le *Parkeria pteridioides* Hook. et Grév., dans les Poly-

Mais, même dans cette espèce, ce mode particulier d'insertion ne se manifeste qu'à partir du moment où la plante a pris un certain développement. D'après Kny, la tige de la plantule, parcourue par un cylindre central, envoie un seul faisceau dans chacune de ses huit ou neuf premières feuilles, qui demeurent simples et qui sont séparées par des entre-nœuds longs et fort grêles. Sous chacune de ces feuilles et loin de leur insertion, il naît *une seule racine* dont le cylindre central est relié perpendiculairement à celui de la jeune tige. Les feuilles suivantes sont plus rapprochées et deviennent plus grandes ; elles n'ont, comme les précédentes, qu'une seule racine ; mais celle-ci s'insère *sur la base* même du pétiole, au milieu de la face dorsale de cet organe. A mesure que le point végétatif s'amplifie, les feuilles successivement produites sont de plus en plus puissantes ; leurs pétioles reçoivent de nombreux faisceaux et portent, sur le côté dorsal et sur les flancs, plusieurs racines ; quelques-unes de celles-ci peuvent même occuper la face interne ou supérieure des pétioles les plus développés ; ces dernières sont généralement fort grêles (Pl. V, fig. 4, 5, r'). Leur cylindre central s'attache perpendiculairement *sur les faisceaux pétiolaires* périphériques, qui sont habituellement anastomosés entre eux (Pl. V, fig. 4, 5).

Les exemplaires du *Ceratopteris thalictroides* que j'ai eus à ma disposition étaient loin d'avoir atteint leur complet développement. Les plus gros pétioles n'avaient guère que cinq millimètres de diamètre, ils renfermaient une douzaine de faisceaux et portaient de 10 à 15 racines, dont les plus élevées se trouvaient éloignées de un centimètre et demi environ du fond de l'aisselle foliaire (Pl. V, fig. 4).

Le nombre des racines est probablement bien plus grand dans les individus âgés, qui, d'après Mettenius, peuvent

podiacées dont elle diffère par la position singulière des racines et par d'autres particularités d'organisation qui ont engagé Brongniart à réunir ces deux genres dans une famille distincte à laquelle il a donné le nom de Parkériacées.

produire des feuilles dont les pétioles atteignent près d'un pouce de diamètre et renferment plus de trente faisceaux (1).

Le *Ceratopteris thalitroides* est annuel ; il cesse de croître et meurt après avoir produit les feuilles sporangifères (2). L'extinction du sommet végétatif est-elle due à l'épuisement résultant du développement de ces feuilles, ou bien à l'absence de racines sur la tige? Cette dernière hypothèse est admissible puisque les racines qui sont, de bonne heure, toutes localisées sur les feuilles se détruisent en même temps que celles-ci. Il sera intéressant de voir : 1° ce que devient le bourgeon terminal de la tige si l'on supprime les feuilles fertiles à mesure qu'elles deviennent reconnaissables comme telles (3) ; 2° comment ce bourgeon évolue pendant la période qui s'écoule entre l'apparition et la destruction des feuilles sporangifères. Ces recherches offrent peu de difficultés, mais elles exigent une grande quantité de matériaux que j'espère me procurer sous peu, grâce à la construction récente d'un aquarium de serre chaude dans le jardin botanique de Lyon.

Conclusions. — Les observations qui ont fait l'objet des descriptions précédentes étant résumées au commencement de ce chapitre (p. 22), je me contenterai de formuler ici les deux principes suivants concernant la corrélation qui existe entre la position des racines et la distribution du système fasciculaire de la tige :

1° Les racines sont disposées *sans ordre défini* (*R. éparses*) sur les tiges rampantes ou grimpantes, qui ont leurs faisceaux condensés en un seul cordon axile plein ou fusionnés latéralement en un cylindre creux, ou bien anas-

(1) *Filices hort. bot. Lips.*, p. 39.

(2) La tige de cette Fougère ne se ramifie pas ; mais ses feuilles produisent dans les angles rentrants du limbe, des bourgeons adventifs (bulbilles) qui servent à multiplier la plante avec une extrême facilité.

(3) On sait qu'en supprimant les boutons à fleurs de certaines plantes annuelles, on peut les faire vivre pendant plusieurs années. C'est ainsi que les horticulteurs obtiennent des pieds vivaces du *Reseda odorata*.

tomosés en *mailles inégales et irrégulières ne correspondant pas aux feuilles* ;

2° Les racines sont au contraire *localisées sous les feuilles* (*R. sous-foliaires*), quelle que soit d'ailleurs la direction de la tige, lorsque celle-ci est parcourue par des faisceaux unis en un réseau dont *les mailles égales et régulières, mais plus ou moins larges, correspondent aux feuilles.*

Toutefois ces deux règles ne sont pas absolument générales. Plusieurs *Davallia* (de la section *Eudavallia*) font exception à la première ; ils ont en effet un sèystme caulinaire à mailles irrégulières et des racines localisées sous les bourgeons latéraux. La seconde souffre des exceptions plus nombreuses; ainsi dans *Olfersia cervina, Onoclea sensibilis, Allosorus crispus, Aspidium Serra, Pteris longifolia, Aneimia fraxinifolia, Alsophila eriocarpa* et dans plusieurs *Adiantum*, les racines sont *éparses* bien que les mailles du système libéroligneux correspondent aux feuilles.

Valeur taxinomique de l'insertion des racines.

On connaît l'importance taxinomique que plusieurs ptéridographes accordent à la disposition des faisceaux dans les Fougères. Néanmoins, toutes les tentatives que l'on a faites et que l'on pourrait encore faire en vue de substituer ce caractère anatomique aux caractères morphologiques, beaucoup plus commodes, qui sont actuellement en usage, n'aboutiraient qu'à établir une classification absolument artificielle. Il en serait de même, à plus forte raison, en ce qui concerne la position des faisceaux radicaux, puisqu'elle est *subordonnée* à la disposition du système fasciculaire de la tige et de la feuille. Nos recherches, tout incomplètes qu'elles sont, suffisent à le démontrer. Je me bornerai à rappeler que, dans le genre *Adiantum* dont l'homogénéité est si généralement reconnue, qu'on a rarement cherché à le démembrer (1), je n'ai pas trouvé moins

(1) La synonymie bien moins compliquée dans ce genre que dans tout autre en est une preuve évidente.

de *quatre* modes différents pour l'insertion des racines (voy. p. 40). Est-ce à dire que ce caractère soit dépourvu de toute valeur? Nous ne le pensons pas, car ces mêmes modes d'insertion se retrouvent dans certaines espèces des genres *Davallia, Cheilanthes* et *Pteris* avec lesquelles les *Adiantum* dont il s'agit ont des affinités morphologiques incontestables. De plus, il semble exister une grande constance dans la disposition des racines chez les Hyménophyllacées, les Gleichéniacées, les *Acrostichum, Polypodium*, les *Davallia* vrais, etc. Il est certain que la disposition de l'appareil conducteur dans le corps de la plante, n'est pas un caractère indifférent, c'est peut-être même le plus important des caractères anatomiques, en raison de sa fixité habituelle.

Comparaison des Fougères avec les autres Cryptogames vasculaires.

Nous retrouvons dans les Cryptogames vasculaires actuellement vivantes plusieurs des modes d'insertion de la racine que nous avons décrits dans les Fougères.

Marattiacées. — Les *Marattia* ont, comme beaucoup d'Aspléniées, une seule racine médiane sous chaque feuille. Les *Angiopteris* en ont deux latérales qui se comportent comme celles des Osmondacées (p. 120). Dans ces deux genres la tige est dressée. La tige du *Kaulfussia* est au contraire un rhizome horizontal qui porte les racines sur sa face inférieure. Elle ressemble en cela à celle de bon nombre de Fougères, mais à défaut d'indication plus précise il m'est impossible de pousser la comparaison plus loin. On ne possède aucune donnée sur l'insertion des racines dans le genre *Danæa*.

Ophioglossées. — Il existe une racine médiane au-dessous de chaque feuille dans les *Ophioglossum*, et au-dessous de la plupart des feuilles dans les *Botrychium*.

Dans les deux familles précédentes les racines corres-

pondent manifestement aux feuilles, excepté chez le *Kaulfussia* et le *Danæa* (?).

Equisétacées. — La correspondance est moins évidente chez les *Equisetum*. On admet que les racines de ces plantes naissent en verticilles aux nœuds, de une à six sous chacun des bourgeons qui occupent l'aisselle des feuilles soudées en gaîne à chaque nœud. Mais suivant M. Beijerinck (1), ces bourgeons, *alternes* avec les feuilles situées au même niveau, ne sont pas axillaires; ils correspondent non pas à ces dernières, mais à celles du verticille suivant au-dessous desquelles ils sont nés. Ils resteraient avec les racines, nées sur leur face inférieure, à la base de l'entre-nœud qui les a produits, tandis que le verticille foliaire correspondant occuperait le sommet de ce même entre-nœud fortement allongé par croissance intercalaire. Si l'on adopte cette manière de voir, on peut dire, avec M. Beijerinck, que les racines des Prêles occupent, par rapport aux feuilles, la même situation que celles des Ophioglossées, avec cette seule différence que, dans les Ophioglossées, il n'existe pas de bourgeon entre la feuille et la racine correspondante (2).

L'opinion de M. Beijerinck est basée uniquement sur la situation réciproque des membres latéraux dans trois verticilles successifs. Pour qu'elle s'impose, il faudra, je crois, démontrer : 1° que le bourgeon naît en effet de l'entre-nœud portant la feuille du verticille supérieur qui lui est exactement superposée ; 2° qu'au lieu de rester rapprochés, comme dans plusieurs Fougères où la croissance intercalaire est presque nulle (*Asplenum Serra*, *Blechnum occidentale*, *Balantium squarrosum*, etc.), ces deux membres, nés presque au même niveau, s'éloignent l'un de l'autre grâce à la croissance intercalaire active qui s'opère *entre eux* dans le mérithalle générateur. Cette démonstra-

(1) *Beobachtungen u. Betracht. über Wurzelknospen und Nebenwurzeln.* Amsterdam, 1886, p. 19.
(2) *L. c.*, p 22.

tion, établissant une ressemblance entre les Equisétinées et certaines Filicinées, serait d'autant plus importante que, jusqu'à ce jour, la comparaison des organes végétatifs dans ces deux classes n'a guère montré que des différences.

Hydroptérides. — L'insertion des racines chez les Hydroptérides présente une analogie frappante avec celle que nous connaissons dans les *Eudavallia* (p. 33).

On sait que le rhizome rampant du *Marsilia quadrifolia* porte : 1° sur sa face dorsale, deux rangs de feuilles alternes dont l'écart transversal est de 90° environ ; 2° sur ses flancs, au niveau de chaque feuille et au-dessous d'elle (par rapport à la direction horizontale du rhizome), un rameau latéral ; 3° sur sa face ventrale des racines, au nombre de deux à quatre à chaque nœud *(r. nodales)* et, parfois, en outre, quelques racines *internodales*. Lorsque la feuille et le rameau extra-axillaire sont à peine ébauchés, il apparaît d'abord au même niveau, une première racine séparée de la feuille correspondante par une distance angulaire de 90°, puis une seconde un peu plus rapprochée de cette feuille, parfois enfin, dans la même direction, une troisième et même une quatrième, de telle sorte que ces racines forment, comme dans les *Eudavallia*, une série transversale, dont le dernier membre (c'est-à-dire parfois le quatrième, parfois aussi le troisième) est situé nettement sur la base même du rameau. La même disposition réciproque des feuilles, des rameaux et des racines existe dans le *Pilularia globulifera*. Dans les deux genres de Marsiliacées on trouve parfois quelques racines internodales, qui occupent la ligne médiane de la face ventrale du mérithalle (1).

Dans les *Azolla*, les racines naissent de la tige, isolées ou par groupes de six à vingt, à côté des rameaux latéraux, parfois aussi de la base même de ces rameaux (2).

(1) Naegeli : *Beitræge z. wiss. Botanik*, Heft I, p. 54. — A. Braun : *Nachtrægliche Mittheil. üb. d. Gattungen Marsilia u. Pilularia.* (Monatsber. d. Akad. d. wiss., Berlin, 1872). — Beijerinck : *L. c.*, p. 20.
(2) Strasburger : *Ueber Azolla*, Iéna, 1873.

LYCOPODINÉES. — La disposition des racines n'est bien connue que dans les *Phylloglossum* et dans les *Selaginella*.

Celles des *Phylloglossum* naissent sous les frondes inférieures de la plante, sur tout le pourtour de la région postérieure de la pousse fructifère issue d'un tubercule parenchymateux. On trouve le plus souvent deux grosses racines égales et symétriques, insérées sous chacune des deux frondes inférieures placées à droite et à gauche de la fronde médiane postérieure. Il peut en outre exister des racines plus grêles que les deux précédentes : une ou deux sous la fronde médiane postérieure et une sous chacune des frondes latérales antérieures. On pourrait être porté à voir dans cette correspondance des racines avec les feuilles une affinité évidente des *Phylloglossum* avec les Ophioglossées, dont ils sont souvent encore rapprochés, malgré leur ressemblance avec les Lycopodiées, si bien mise en lumière par M. Bertrand (1).

Chez les *Isoetes* la position des racines semble également liée à celle des feuilles; mais on ne sait rien de précis à cet égard.

Les racines assez rares des *Lycopodium* semblent naître, sans ordre déterminé, soit de la région inférieure d'une tige dressée *(L. Selago)*, soit plus souvent de la face ventrale d'un rhizome rampant sur le sol. Néanmoins, elles ont peut-être une tendance marquée à se localiser près de l'insertion des rameaux latéraux ; un examen attentif révèle assez fréquemment (toujours, d'après Beijerinck, dans *L. inundatum*) l'existence d'un bourgeon rudimentaire à côté des racines insérées loin de toute ramification apparente. Le peu que nous savons de cette insertion permet de supposer que les *Lycopodium* à tige rampante pourvue de racines rares, seraient peut-être comparables, sous ce rapport, à certains *Trichomanes* qui portent habituellement une racine à la base de chaque rameau latéral (voy. p. 36).

(1) Bertrand : *Phylloglossum*, p. 91, 119, 165 et 203. (Archives bot. du Nord de la France, t. II).

L'insertion des racines a été mieux étudiée chez les *Selaginella*. La relation si constante et si évidente de ces organes avec les rameaux latéraux est connue dans les moindres détails depuis les remarquables recherches de M. Van Thiegem sur ce sujet (1). Comme ces racines sont *indépendantes des feuilles* et qu'elles naissent de la tige *au-dessus* de la branche correspondante (*r. surgemmaires*), les termes de comparaison nous manquent actuellement non seulement dans les Fougères, mais encore parmi les autres Cryptogames vasculaires (2) où les racines, correspondant à un rameau normal, sont toujours insérées au-dessous ou à côté de ce rameau (*Eudavallia*, Marsiliacées), ou sur ce rameau lui-même (*Equisetum*). On connaît au contraire plusieurs exemples de racines surgemmaires parmi les Phanérogames (*Lysimachia verticillata*, *Lythrum Salicaria*, etc. (3).

Comparaison avec les Phanérogames Angiospermes (4).

Les documents relatifs à la disposition des racines latérales chez les Angiospermes sont nombreux, mais disséminés pour la plupart dans une foule de publications où l'on ne s'occupe qu'incidemment des rapports de ces organes avec les autres appendices. Quelques rares morphologistes, notamment Thilo Irmisch, Vochting, Ch. Royer et surtout MM. Clos et Beijerinck (5) ont accordé une

(1) *Mémoire sur la Racine*. (Ann. des sc. nat., 5 sér., XIII, 1871).

(2) A part les Lycopodes où l'on découvrira peut-être des dispositions comparables à celles qu'offrent les Sélaginelles.

(3) Il va sans dire que nous n'attachons aucune valeur taxinomique à ce rapprochement.

(4) Il n'y a pas lieu de mentionner le sous-embranchement des Gymnospermes où l'on ne connaît pas d'espèce produisant des racines latérales *normales*. Plusieurs espèces de ce groupe peuvent se bouturer et développent alors des racines latérales *adventives* qui semblent naître de préférence aux points d'insertion des rameaux latéraux (Beijerinck : *l. c.*, p. 23).

(5) Thilo Irmisch : *Morphol. der Knollen u. Zwiebelgewœchse*, Berlin, 1850 ; *Morph. u. Biologie der Orchideen*, 1853 et nombre d'autres travaux publiés dans différents recueils. — Vochting : *Organbildung*, 1, 1878. — Ch. Royer : *Flore de la Côte-d'Or*, 1883 (avec déterminations par les parties souterraines). — Clos : *Des Racines caulinaires*, 1883. — Beijerinck : *l. c.*, 1886.

attention toute spéciale à cette question intéressante (1).

J'emprunterai à leurs travaux quelques exemples comparables aux Fougères.

Lorsque le rhizome est faiblement enterré ou en contact avec le sol par la face inférieure seulement, les racines se développent de préférence (*Acorus Calamus*) ou même exclusivement sur cette face (divers *Iris*). Elles sont, dans ce cas, souvent distribuées sans ordre (éparses ou vagues) comme dans bon nombre de Fougères à rhizome dorsiventral.

Le plus fréquemment (suivant Beijerinck) les racines ont une tendance bien marquée à se localiser aux nœuds, près d'un rameau axillaire bien développé ou demeuré rudimentaire. Elles sont, dans ce cas, parfois latéro-raméales ou latéro-gemmaires (Clos) comme dans les *Eudavallia* et les Marsiliacées (Ex : *Zanichellia palutris* et autres Naiadées, *Paronychia capitata*, etc.) ou, plus rarement, sous-gemmaires comme dans les Équisétacées (Ex : *Menispermum canadense ; Glaux maritima*, plusieurs Rosacées).

L'insertion sous-foliaire, si fréquente chez les Fougères, paraît au contraire très rare chez les Phanérogames. Elle a été signalée depuis longtemps dans le *Nuphar luteum*, par M. Trécul (2), qui a insisté sur la ressemblance frappante qui existe, à cet égard, entre cette plante et certaines Fougères. On les trouve par groupes de trois ou quatre à la base des feuilles. Elles existent toujours sous toutes les feuilles, au moins à l'état rudimentaire. J'ai constaté la

(1) « Il y a là, dit M. Clos, pour longtemps, matière à d'importants travaux » Après avoir établi plusieurs types bien distincts, il ajoute : « Et ces types établis, il y aura lieu de rechercher en vertu de quelle structure interne ils se dévoilent à l'extérieur. Les importantes investigations dont les racines ont été l'objet, dans ces dernières années, disent assez haut ce qu'on peut encore attendre de semblables études guidées par la rhizotaxie ». Le savant professeur de Toulouse cite, à ce propos, la thèse de M. Mangin, qui venait de paraître. Il convient d'y ajouter les travaux plus récents faits par M. Van Tieghem et plusieurs de ses élèves. (Voy. Bulletin de la Société botanique de France, années 1886, 1887 et 1888).

(2) *Structure et développement du Nuphar lutea* (Ann. des sc. nat., 3e série, IV, 1845). — *Origines des Racines latérales* (*id.* V, 1846).

même disposition dans l'*Euryale ferox*, dans plusieurs *Nymphæa* et dans le *Pistia Stratiotes*. On cite encore avec des racines latérales sous-foliaires les espèces suivantes : *Cynodon dactylon*, *Arctotis repens*, *Batatas edulis*, *Polygonum Persicaria*, *Muehlenbeckia complexa*, *Crassula lactea* et *perfossa*, *Trapa natans* (plantule), *Lathyrus tuberosus*, *Oxalis Acetosella* et *corniculata*, *Betonica officinalis*. Ce mode d'insertion paraît, en somme, fort peu répandu chez les Phanérogames et il convient même de remarquer que le plus souvent il n'existe pas seul dans les plantes citées. Ainsi, par exemple, sur une même branche de *Crassula perfossa*, on peut trouver des racines sous-foliaires, des racines axillo-foliaires et des racines internodales.

Raccord du système radical avec le système caulinaire

La plupart des observations qui précèdent ont, il est vrai, nécessité l'emploi de procédés anatomiques (dissection, etc.), mais elles embrassent la distribution du système fasciculaire considéré dans son ensemble, indépendamment de sa constitution intime, et ont principalement pour objectif la détermination des *rapports de position* des membres de la plante. On peut donc dire qu'elles sont d'ordre purement *morphologique*.

Reste à examiner le côté *anatomique* de la question, c'est-à-dire le raccordement des différents tissus de la racine avec ceux de la tige. Ici se posent plusieurs problèmes intéressants dont la discussion exigerait de longs développements. Il y a lieu en effet, de se demander :

1° A quelles causes est due la perpendicularité du faisceau radical (Polypodiées) ou son obliquité lorsqu'il est ascendant (Aspléniées, Aspidiées) ou descendant (Osmondacées) à travers l'écorce de la tige ?

Nous montrerons que sa direction dépend de plusieurs facteurs parmi lesquels l'énergie plus ou moins grande de la croissance terminale de la tige et les tensions qu'elle détermine, l'apparition précoce ou tardive, superficielle ou

profonde des membres latéraux et leur différenciation anatomique plus ou moins rapide, jouent un rôle prépondérant.

2° Doit-on, suivant l'opinion généralement admise en Allemagne, considérer le cylindre central de la racine primaire, comme *un simple faisceau radial*, ou bien y voir, avec la plupart des botanistes français, *un ensemble de plusieurs faisceaux distincts* ?

De prime abord, le raccord de l'appareil conducteur de la racine des Fougères avec un faisceau radical bicollatéral ou concentrique dont il semble être la *continuation directe*, paraît militer en faveur de la première opinion. Mais les preuves abondent en faveur de la seconde. Sans parler de celles que l'on peut tirer de l'histogénèse, de la différenciation et de la structure anatomique, il suffira de rappeler l'isolement des faisceaux dans les racines dichotomes des Lycopodiacées et dans les radicelles tuberculeuses de plusieurs Papilionacées, de même que la division du cylindre central de la racine en plusieurs branches qui s'attachent sur plusieurs faisceaux de la tige chez bon nombre de Monocotylédones (grosses racines des Pandanées et de certains Palmiers).

L'autonomie des faisceaux ligneux et libériens de la racine étant admise, on est amené naturellement à se poser cette autre question :

3° Peut-on attribuer la valeur d'un cylindre central plurifasciculé au faisceau radical à structure caulinaire et par extension à tous les faisceaux caulinaires des Fougères dont la tige serait, dans ce cas, polystélique ?

Cette manière de voir est admissible et peut seule, suivant son auteur, M. Van Tieghem, expliquer la constitution, en apparence si diverse, de la tige des Fougères (1).

La solution définitive de ces questions exige une connaissance approfondie de la formation et de la différenciation des organes et des tissus dans le point végétatif de la

(1) *Sur la polystélie* (Ann des sc. nat., 1887).

tige et de la racine. Guidé par la rhizotaxie, suivant l'excellent conseil de M. Clos, j'ai pu faire, dans ce domaine, quelques découvertes qui feront le sujet d'une publication ultérieure. Pour aujourd'hui, je veux me borner à indiquer brièvement quelques faits relatifs au procédé que la racine emploie pour s'échapper de la tige et à la structure de la racine ou du faisceau radical dans sa portion intracaulinaire.

J'ai montré ailleurs que les racines latérales des Fougères débutent toujours dans le point végétatif caulinaire, en

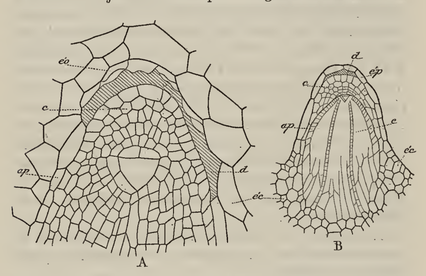


Fig. 12. — Extrémité de la racine jeune encore incluse dans les tissus de la tige mère.

A, *Aneimia fraxinifolia* ; B, *Adiantum Capillus Veneris*.

c, coiffe; *ap*, assise pilifère; *e*, endoderme de la racine; *éc*, écorce de la tige; *éo*, cellules corticales de la tige se désorganisant au bord externe de la lacune *d*.

Dans la fig. B, l'extrémité de la racine n'est recouverte que par l'épiderme caulinaire distendu *ép*.

même temps que les feuilles, par une cellule (cellule rhizogène) située, à l'origine, sous l'assise superficielle du méristème terminal de la tige (1).

(1) *Recherches sur l'origine des racines latérales chez les Fougères.* Comptes rendus, 1887.

On peut distinguer dans le développement intracaulinaire de la racine, deux modifications bien tranchées ne rapport avec les conditions de croissance de la tige et des membres latéraux.

1° Lorsque la tige est volumineuse, que sa croissance longitudinale est peu active et que l'évolution de la racine naissante est lente (*Aneimia*, *Osmondacées*, *Cyathéacées*, etc.), l'assise superficielle qui recouvre la cellule rhizogène a le temps de se diviser par des cloisons radiales et tangentielles en une couche plus ou moins épaisse que la racine devra percer pour apparaître à l'extérieur. Il se

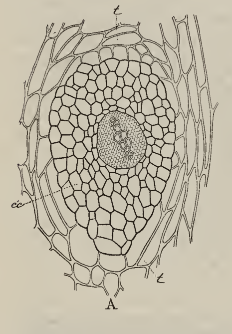


Fig. 13. — *Aneimia fraxinifolia.*

Section longitudinale sécantielle de la tige coupant une racine transversalement.

t, écorce de la tige ; *éc*, écorce de la racine.

forme alors, en regard de la pointe du mamelon radiculaire, une lacune par dissociation et résorption. (Fig. 12, *A*, *d*.). Si, en même temps, la croissance transversale de la tige l'emporte sur sa croissance longitudinale, la racine prendra dans l'écorce caulinaire, une direction oblique descendante (*Aneimia*, *Osmunda*, Pl. V, fig. 3 et 7). Dès son insertion sur le système caulinaire, le cylindre central de

cette racine est constitué comme celui d'une racine libre ; de plus, il est enveloppé par une couche corticale *propre*, dont les éléments s'allongent suivant son axe et brunissent de bonne heure leur membrane. La racine se distingue

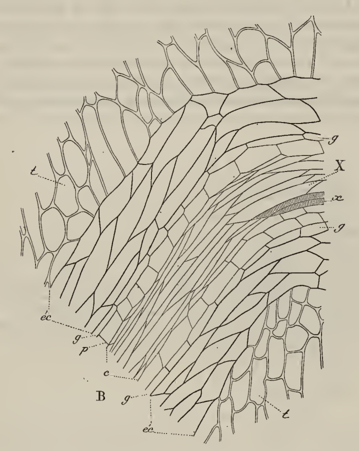


Fig. 14. — *Aneimia fraxinifolia.* Section longitudinale de la tige passant par l'axe d'une racine qui descend obliquement à travers l'écorce caulinaire.
t, parenchyme cortical de la tige ; *éc*, écorce de la racine ; *g*, endoderme ; *p*, péricycle ; *c*, éléments conducteurs du cylindre central non différenciés ; *x*, protoxylème ; X, éléments vasculaires non différenciés.

ainsi très nettement du tissu cortical caulinaire qu'elle traverse, en le désorganisant. (Fig. 13 et 14 ; Pl. V, fig. 6, 7, *r*).

2° Quand, au contraire, le sommet de la tige et les

membres latéraux qu'il produit (feuilles et racines) évoluent rapidement, la cellule rhizogène se cloisonne activement dès le début et produit un mamelon conique qui s'allonge à mesure que l'écorce de la tige mère gagne en épaisseur. Ce mamelon distend fortement les cellules superficielles du méristème terminal placées en regard de sa pointe. Dans ce cas, l'assise superficielle protectrice demeure souvent *simple* ; elle ne se divise que par quelques cloisons radiales qui lui permettent d'augmenter sa superficie et de supporter ainsi la poussée de la jeune racine sans se rompre prématurément. Bientôt, cédant sous la pression, elle se rompt par simple *disjonction* des cellules qui en occupent le point le plus saillant (fig. 12, *B*). Ces faits sont faciles à constater dans bon nombre de Fougères, surtout dans celles dont la tige s'allonge rapidement et n'acquiert qu'une faible grosseur. Si, dans ce cas, la croissance longitudinale de la tige l'emporte sur sa croissance transversale ou si l'évolution de la racine est influencée par le voisinage des feuilles, les tissus formés par la cellule rhizogène contractent des relations intimes avec l'écorce de la tige mère, et les tissus des deux organes évoluent en commun. C'est en partie à ces causes qu'il faut attribuer la direction oblique ascendante de la portion basilaire du système libéroligneux des racines latérales, à laquelle nous avons donné précédemment le nom de faisceau radical (1).

Nous avons dit que le faisceau radical possédait une structure caulinaire. Cela est très net dans les cas où ce faisceau forme un gros tronc divisé à son extrémité en plusieurs branches qui s'échappent dans autant de racines distinctes. Sa structure est toujours alors bien différente de celle d'une racine primaire quelconque. Les nombreux groupes périphériques de protoxylème ne sont pas, en

(1) La démonstration rigoureuse de ces faits ne pourrait être donnée sans beaucoup de détails sur la marche de la différenciation des tissus, sur l'élongation variable des éléments corticaux et les tensions qu'elle détermine à la limite inférieure du méristème terminal de la tige.

effet, adossés au péricycle, comme dans la racine, mais en sont séparés par des éléments qu'on doit rattacher au tissu libérien (*Asplenum Serra*, fig. 10, p. 108).

Lorsque, au contraire, le faisceau radical aboutit au cylindre central d'une seule racine, le nombre des groupes de protoxylème se réduit souvent à trois, dont l'un est situé au bord externe du massif ligneux tandis que les deux autres en occupent les extrémités latérales. De même que dans le cas précédent, ce faisceau est alors souvent manifestement concentrique ; son corps vasculaire plus ou moins régulièrement elliptique est environné complète-

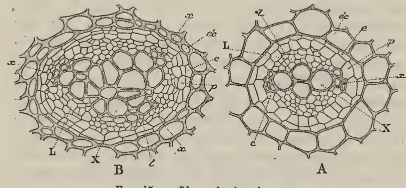


Fig. 15. — *Phegopheris calcarea.*

A, section transversale d'une racine à son émersion de la tige.
éc, écorce ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, protophloème ; L, métaphloème ou second liber primaire ; *x*, protoxylème ; X, métaxylème ; *c*, tissu conjonctif amylifère.

B, section transversale du faisceau radical au milieu de son trajet intracaulinaire ascendant.

ment par un anneau libérien continu. Mais il peut arriver que le liber soit interrompu en deux ou trois points qui correspondent précisément aux groupes vasculaires initiaux. Si, de plus, comme cela se voit fréquemment, le groupe externe de protoxylème disparaît, on aura un faisceau bicollatéral qui, à première vue, présentera une certaine ressemblance avec un cylindre central de racine binaire à structure primaire.

Parmi les innombrables racines des plantes vasculaires cryptogames et phanérogames dont la constitution pri-

maire est connue, on pourrait à la rigueur en découvrir quelques-unes dont la structure serait sinon identique, du moins très voisine de celle que possèdent certains faisceaux radicaux de Fougères et en conclure que ces derniers ont la structure radiculaire. Une telle découverte ne prouverait rien et la conclusion qu'on voudrait en tirer serait inadmissible, car, pour décider de la nature d'un membre ou d'un système, en s'appuyant sur la morphologie ou l'anatomie, il ne suffit pas de s'en rapporter uniquement à l'*idée abstraite* que nous nous faisons de ses propriétés dans les végétaux *pris en général*, il faut avant tout tenir compte

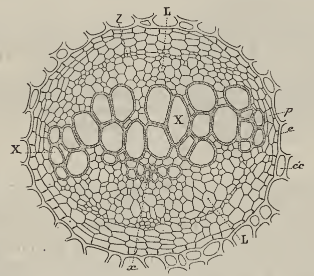


Fig. 16. — *Phegopteris calcarea.* Section transversale d'un faisceau caulinaire simple.

éc, tissu fondamental ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, protophloème ; L, métaphloème ; X, métaxylème ; *x*, protoxylème situé sur le milieu de la face externe du bois.

des caractères particuliers qu'il présente habituellement dans le groupe (ordre, famille, genre ou espèce) auquel il appartient. Partant de ce principe, dont la valeur me semble incontestable, on peut dire que le faisceau qui raccorde le cylindre central de la racine latérale avec le système fasciculaire de la tige ne possède jamais la constitution d'une

racine, mais que, sous ce rapport, il se rapproche bien davantage d'un faisceau caulinaire voire même parfois d'un faisceau foliaire.

Parmi les nombreux dessins que nous pourrions publier à l'appui de notre opinion, il suffira de donner ceux qui sont empruntés au *Phegopteris calcarea*. Ils sont d'autant plus démonstratifs que cette espèce est l'une de celles où la structure du faisceau radical considéré *isolément* pourrait prêter à la discussion. La simple lecture des figures ci-contre (fig. 15, 16, 17) montrera bien mieux qu'aucune

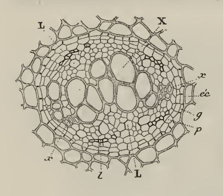


Fig. 17. — *Phegopheris calcarea*. Section transversale d'un faisceau pétiolaire.

éc, tissu fondamental; *g*, endoderme; les autres lettres ont la même signification que dans la figure précédente.

description d'une part la différence profonde qui existe entre le cylindre central de la racine (*A*) et le faisceau radical (*B*), d'autre part la ressemblance frappante de ce dernier avec un faisceau caulinaire simple (fig. 16) exempt de toute complication due à la décurrence des faisceaux foliaires ou à la jonction avec un faisceau homologue. On y voit en outre que le faisceau radical est entouré par un tissu fondamental en tous points semblable à celui qui enveloppe également les faisceaux caulinaires et les faisceaux pétiolaires. (Fig. 17.)

CHAPITRE III

Des racines gemmipares chez les Fougères.

La production de bourgeons adventifs par la modification de jeunes mamelons radiculaires ou de l'extrémité de racines parfaites serait un phénomène assez fréquent dans les Fougères d'après H. Karsten et Trécul.

Le premier de ces botanistes dit en effet : « Dans leur état le plus jeune, les rudiments des racines sont de simples faisceaux cambiaux placés horizontalement ou obliquement dans le parenchyme cortical caulinaire récemment formé. Leur situation et la comparaison avec des racines parfaites permettent seules de reconnaître leur nature radiculaire et de les distinguer des bourgeons à feuilles » (1). Plus loin le même auteur ajoute : « On ne saurait discerner, sur un rudiment de racine à l'état cambial dans le bourgeon terminal de la tige, quelle sera sa destinée future, puisque la transformation des cellules apicales en une coiffe n'est pas encore effectuée à ce moment. Ainsi, dans le *Diplazium celtidifolium* Kze, j'ai observé effectivement que les faisceaux cambiaux, qui occupent la place de la racine, n'avaient pas développé la coiffe caractéristique des racines, mais s'étaient prolongés sans coiffe en dehors de la tige grâce à un afflux très considérable de suc nourricier ; qu'ils étaient revêtus par les écailles épidermiques propres aux organes aériens de la plante et que leur tissu s'était gorgé de chlorophylle. Leur nature gemmaire était démontrée par la présence des écailles ; de plus d'autres bourgeons, plus âgés, qui occupaient une situation analogue, montraient déjà des rudiments de feuilles » (2).

Sans nier la possibilité d'un tel changement dans la destination de l'ébauche radiculaire, on est en droit d'af-

(1) *Die Vegetationsorgane der Palmen* (Gesammelte Beitræge, p. 162).
(2) *L. c.*, p. 163.

firmer qu'elle n'est nullement démontrée par les observations de Karsten, qui sont d'ailleurs en désaccord avec ce que l'on sait de l'origine et du développement des racines latérales chez les Fougères (1). Les premières calottes de la coiffe s'organisent en effet sitôt que la cellule rhizogène, née dans le méristème terminal de la tige, fonctionne régulièrement, par conséquent bien avant que le cylindre central de la racine naissante soit visible sous la forme d'un cordon procambial. En réalité l'assertion de Karsten ne repose que sur ce seul fait qu'il a vu des bourgeons *adventifs* développés là où *normalement* il ne se produit que des racines.

M. Trécul, estimant sans doute que le lieu d'insertion ne peut suffir à lui seul pour définir la nature morphologique d'un organe, jugea nécessaire de recourir en outre à des preuves tirées de la constitution anatomique de ces productions d'origine prétendue radiculaire. Dans plusieurs publications ce botaniste a annoncé que, dans certaines Fougères, les bourgeons naissent :

1° De faisceaux qui ne produisent habituellement que des racines ;

2° De faisceaux à structure radiculaire ;

3° De la modification de l'extrémité des racines elles-mêmes ou de leurs rameaux (2).

1° Le premier cas a été fourni par l'*Asplenum Serra*. Mes observations à cet égard ne diffèrent essentiellement de celles de M. Trécul que sur deux points dont il a déjà été question plus haut (p. 107). J'ai vu très rarement quelques racines insérées directement sur le tube libéroligneux gemmaire même, avant son entrée dans le rameau correspondant (Pl. IV, fig. 19). De plus, ce tube avait toujours une structure bien différente de celle du faisceau radicifère

(1) P. Lachmann : *Sur l'origine des racines latérales dans les Fougères* (Comptes-rendus, CV 1887).

(2) Comptes rendus, LXX, 427, 489 et 589. — *Ann. des sc. natur.*, 5e série, t. XII, p. 228, 241. — Comptes rendus, CI, p. 920, 1885 ; CV, p. 337, 1887.

qui, lorsqu'il existait seul sous une feuille, formait toujours, un peu au-dessus de son insertion, un tronc libéroligneux plein dont j'ai représenté plusieurs aspects à différents niveaux (fig. 10, p. 110). A plusieurs millimètres au-dessus de son insertion, ce faisceau présente en général la structure suivante : à l'extérieur un péricycle de deux ou trois assises que l'endoderme sépare du parenchyme fondamental épaissi; au-dessous, une zone libérienne entourant de tous côtés un massif ligneux irrégulier, annulaire ou fractionné, à protoxylème périphérique, à métaxylème entremêlé de cellules conjonctives, enfin, au centre, quelques éléments vasculaires non différenciés et plongés dans un tissu conjonctif assez abondant.

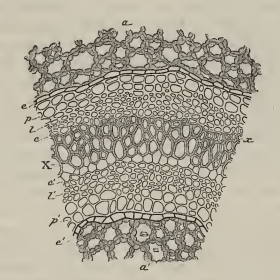


Fig. 18. — *Asplenum Serra*. Section transversale d'une portion du tube libéroligneux gemmaire.

a, écorce ou tissu fondamental externe; *e*, endoderme externe; *p*, péricycle externe; *l*, liber externe; *x*, protoxylème localisé à la face externe de l'anneau ligneux; *cc'*, tissu conjonctif; *l'*, liber interne; *p'*, péricycle interne; *e'*, endoderme interne; *a'* moelle ou tissu fondamental interne, contenant de petits cristaux d'oxalate de chaux.

La constitution du tube gemmaire est bien différente. Le corps vasculaire y forme un anneau continu ayant à sa face interne tout aussi bien qu'à sa face externe un

liber et un péricycle recouvert par un endoderme plissé (fig. 18).

2e cas. — Comme exemple de bourgeons naissant de faisceaux à structure radiculaire M. Trécul cite le *Blechnum occidentale* et l'*Aspidium quinquangulare*.

La première de ces espèces produit fréquemment des rameaux adventifs qui servent à propager la plante et qui ont reçu de M. Trécul le nom de *propagules*. Ce botaniste a décrit, avec son talent habituel, la distribution du système fasciculaire de ces propagules qui sont produits, selon lui, « par la modification de l'extrémité d'un faisceau ordinairement radicigène inséré à la base de chaque maille du système vasculaire de la tige. Le faisceau par lequel chaque propagule s'insère sur la plante-mère ne diffère en rien par sa structure et sa dimension du faisceau qui donne ordinairement des racines à la même place ». C'est aussi ce que j'ai constaté ; mais, contrairement à l'opinion de M. Trécul, aucun de ces deux faisceaux n'a la structure d'un cylindre central de racine primaire, ni à son insertion sur le réseau caulinaire, ni près de sa sortie de la tige et encore moins dans la base rétrécie du propagule.

La coupe transversale du faisceau gemmaire, obtenue par une section sécantielle peu profonde de la tige-mère, a la forme d'une ellipse dont le grand axe est transversal. On y trouve la constitution suivante : 1° au centre, un massif ligneux un peu allongé dont les deux pôles sont occupés par de petits vaisseaux primordiaux (protoxylème); 2° autour de ce corps vasculaire central, une ceinture *continue* de liber, assez épaisse aux deux faces du massif ligneux, beaucoup plus mince en regard des groupes de protoxylème, où elle est réduite à deux ou trois assises de liber primordial (protophloème) ; 3° un péricycle généralement simple en dehors du protoxylème et double dans le reste de son étendue. Cet ensemble est recouvert par un endoderme bien caractérisé auquel fait suite le parenchyme fondamental de la tige (fig. 19, *A*) :

Les petits vaisseaux primordiaux se forment les derniers, mais se différencient les premiers. A partir des deux pôles qu'ils occupent, la différenciation (épaississement et lignification de la membrane) progresse non pas rigoureusement de proche en proche vers le milieu du corps vasculaire, comme on le voit dans la plupart des racines de Fougères ; mais elle suit une marche moins régulière. Elle frappe d'abord çà et là quelques gros éléments vasculaires

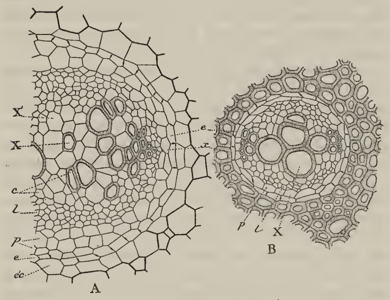


Fig. 19. — *Blechnum occidentale.*

A, une moitié du faisceau gemmaire avant sa sortie de la tige mère.

B, cylindre central de la racine avec une portion de l'écorce interne sclérifiée.

éc, écorce ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle ; *l*, liber ; *x*, protoxylème ; X, métaxylème différencié ; X', éléments vasculaires non différenciés ; *c*, tissu conjonctif amylifère.

(La ligne ponctuée qui s'étend de *c* à deux vaisseaux scalariformes doit aboutir à la lettre X).

isolés, puis elle s'étend rapidement et presque simultanément à tout le reste dn métaxylème. La structure du faisceau gemmaire ci-dessus décrite est aussi celle du faisceau rhizogène ; elle n'est donc nullement radiculaire comme le pense M. Trécul. En effet le cylindre central de la ra-

cine du *Blechnum occidentale*, considérée à sa base, c'est-à-dire à son insertion sur la tige, possède des caractères bien différents même lorsqu'il semble dû à la prolongation directe d'un faisceau rhizogène demeuré simple, comme il arrive le plus souvent.

Les principales différences consistent : 1° dans la *continuité de la bande vasculaire diamétrale,* sans interposition de cellules conjonctives entre les gros vaisseaux scalariformes, lorsque la différenciation, rigoureusement centripète, est achevée ; 2° dans l'*interruption du liber* en regard des vaisseaux primordiaux qui sont adossés directement au péricycle simple dans toute son étendue (fig. 19, B).

Le second exemple invoqué par M. Trécul pour démontrer sa proposition, est l'*Aspidium quinquangulare*. Bien que je n'aie pu, faute de matériaux, vérifier les observations de M. Trécul sur cette plante, il ressort de la description même qu'il en donne, qu'elles sont inexactes en ce qui concerne la structure anatomique du faisceau raméal : « De même que dans le *Blechnum occidentale,* le faisceau par lequel le bourgeon ou jeune rameau est attaché conserve à sa base exactement la constitution qu'il aurait eu s'il était resté à l'état radiculaire, c'est-à-dire la constitution d'un faisceau de racine à structure binaire. » Ici encore M. Trécul a confondu un faisceau à structure concentrique avec un cylindre central de racine à l'état primaire.

Il ne reste donc en faveur de la nature radiculaire des bourgeons adventifs sous-foliaires de ces deux plantes et de l'*Asplenum Serra* que leur position et leur insertion semblable, d'après M. Trécul, à celle des racines des mêmes espèces. Quelle valeur peut-on accorder à ce caractère chez les Fougères ?

En ce qui concerne l'*Asplenum Serra* dont M. Trécul n'a examiné qu'une seule tige, je rappellerai seulement 1° que le tube libéroligneux raméal est souvent presque entièrement indépendant du tronc radicifère voisin, même lorsqu'il s'échappe de la tige au milieu d'une touffe de

racines (Pl. IV, fig. 19); 2° qu'il peut aboutir dans un rameau inséré au-dessous de la plage radicifère et assez loin d'elle pour qu'on n'hésite pas à le considérer comme une production née et développée indépendamment des organes voisins (Pl. IV, fig. 18); 3° que sa structure n'est pas comparable à celle d'un tronc radicifère qui ne produit que des racines.

Si le tube libéroligneux gemmaire était réellement dû à une transformation totale ou même seulement partielle d'un faisceau radicifère, la genèse et le développement du bourgeon devraient entraîner l'absence totale des racines à ce niveau ou du moins une réduction dans leur nombre. Or, on n'a jamais, que je sache, signalé rien de semblable dans l'*Asplenum Serra*.

L'*Aspidium quinquangulare* ne se prête pas davantage à une démonstration rigoureuse de la proposition de M. Trécul, à cause du nombre indéterminé et de la position variable de ses racines. Quelques Fougères qui produisent des bourgeons adventifs sous-foliaires et des racines dont le nombre et la position sont rigoureusement définis peuvent seules donner des exemples qui méritent d'être pris en considération et discutés (1).

Il est évident qu'on sera vivement tenté de croire à la possibilité des transformations signalées par H. Karsten et par M. Trécul, lorsqu'on verra un bourgeon occuper la place d'une racine qui manque, surtout quand il s'agira d'espèces dans lesquelles il n'existe sous chaque feuille qu'un seul faisceau radical à structure concentrique et inséré au bas de la maille foliaire comme dans le *Blechnum occidentale* et dans le *Blechnum Spicant*. Mais alors même que ces conditions, en apparence si probantes, sont réalisées, il est peut-être plus rationnel d'admettre que le développement d'un bourgeon près du lieu d'origine de la racine latérale, a *empêché la naissance* de celle-ci, car dans

(1) Je citerai notamment *Aspidium cristatum* et *spinulosum*, *Struthiopteris germanica*, *Athyrium alpestre* et *Filix-femina*, etc.

certaines espèces telles que l'*Athyrium Filix-femina* et l'*Athyrinm alpestre*, M. Stenzel a toujours vu chaque rameau latéral inséré par une pédicelle fort grêle, immédiatement *au-dessous d'une racine* qui occupait toujours, dans ce cas, exactement la même situation que sous les feuilles non accompagnées d'un semblable rameau (1). Hofmeister également a vu naître des bourgeons adventifs à la base des pétioles de la Fougère femelle, *au-dessous* du lieu d'insertion de la racine (2).

Troisième cas. — *Modification de l'extrémité des racines elles-mêmes ou de leurs rameaux en bourgeons feuillés.* — Suivant M. Trécul, ce phénomème est très fréquent chez les *Nephrolepis*. Les discussions auxquelles il a donné lieu m'obligent à entrer dans quelques détails.

La tige dressée des *Nephrolepis* porte au-dessous et à côté de ses feuilles, des organes considérés tantôt comme des *stolons*, tantôt comme des *racines*, par les botanistes qui ont décrit les espèces de ce genre. Ceux qui se sont occupés de l'anatomie de ces organes ont également émis des opinions différentes sur leur nature morphologique.

G. Kunze dit que la tige des *Nephrolepis exaltata* et *tuberosa*, produit de nombreux stolons (*Auslæufer, sarmenta*) quelquefois longs d'une aune, d'un vert pâle et couverts d'écailles jaunâtres. Il ajoute que l'extrémité de ces stolons se renfle souvent en un tubercule ellipsoïde ou fusiforme terminé par un bourgeon qui, après la mort du stolon, peut se développer en une plante nouvelle. Ces organes sont donc pour lui des *tiges* (3).

Hofmeister semble partager cette opinion puisqu'il constate que ces stolons sont d'origine exogène, qu'ils proviennent de bourgeons adventifs nés « sur la base des pétioles »

(1) *Untersuch. üb. Bau u. Wachsthum der Farne* (Nov. Acta Acad. Leop. Car. Vol. XXVIII, 1861.

(2) *Beitræge z. Kenntniss der Geffæsskryptogamen.* II, p. 650, pl. VIII, fig. 1.

(3) Botan. Zeitung, 1849, p. 882.

et croissant par une cellule terminale : ils ont la valeur de *rameaux adventifs* (1).

D'autre part Brongniart a publié, dès 1839, deux figures de la coupe transversale d'un stolon d'*Aspidium exaltatum* (*Nephrolepis exaltata*) qu'il prend pour une *racine* à laquelle il attribue la même structure qu'à celle des Lycopodes (2).

M. Trécul s'est occupé plusieurs fois de ces organes. Dans un travail publié en 1869, il décrit en peu de mots la *structure radiciforme* des stolons de *Nephrolepis platyotis* et *neglecta* (3). Un peu plus tard, il cite et combat l'opinion de Kunze et celle de Hofmeister. Pour lui « ces prétendus stolons ont *l'insertion, la structure et le volume des vraies racines* de la plante mère ». Ce sont des « racines sarmentiformes » (4). Ailleurs il ajoute que ces organes « consistent en *racines* plus ou moins longues produisant latéralement de courts rameaux *à structure radiculaire* comme elles, mais dont l'extrémité se change bientôt en une tige véritable » (5). Enfin, dans deux communications récentes à l'Académie des sciences, ce savant botaniste défend l'opinion qu'il a « proclamée » il y a dix-huit ans (6).

En 1873, M. Russow admet que « le faisceau central des *pousses aphylles* des *Nephrolepis acuminata* et *tuberosa* est construit suivant le type d'un véritable faisceau de racine primaire ». Néanmoins, il considère ces pousses comme des *tiges* (7).

Enfin, de Bary dit que « par la structure, la forme et le développement centripète de son corps vasculaire, » le cylindre central de ces organes *ressemble entièrement au faisceau radial de la racine* des Fougères. « De même que

(1) *Beitræge, etc.*, II, p. 651, 1857.
(2) Archives du Muséum, t. I, pl. 32, fig. 11 et 12.
(3) Ann. des sc. nat., 5e série, X, p. 352.
(4) Ann. des sc nat , 5e série. XII, p. 245.
(5) *Ramification de l'Aspidium quinquangulare* (Ann. des sc. nat., 5e série, XII, p. 365.
(6) Comptes rendus, CI, p. 920, 1885 et CV p. 337, 1887.
(7) *Vergleichende Untersuchungen, etc.* (Mém. de l'Acad. de Saint-Pétersbourg, XIX, 1873, p. 100).

dans celle-ci, des groupes libériens avec de larges tubes criblés *alternent* avec les rayons vasculaires ». Toutefois il émet un doute au sujet de cette alternance du liber et du bois et se demande si les petits éléments libériens primordiaux (protophloème de M. Russow) n'entourent pas complètement le corps vasculaire central. Il conclut que de nouvelles recherches sont nécessaires pour déterminer la nature morphologique des stolons des *Nephrolepis* (1).

En résumé, ces stolons sont considérés comme de véritables racines par Brongniart et par M. Trécul.

D'autre part, leur nature caulinaire est si évidente pour Kunze et Hofmeister que l'idée de les comparer à des racines ne vient même pas à l'esprit de ces botanistes.

M. Russow et de Bary partagent cette dernière opinion tout en attribuant une structure radicale au cylindre central des « stolons aphylles » des *Nephrolepis*.

Ces divergences d'opinion ont depuis longtemps attiré mon attention sur ce sujet. L'étude des *Nephrolepis tuberosa* Presl, *exaltata* Schott (= *neglecta* Kze = *tuberosa* Hort.), *Duffii* Moore, *davallioides* Splitg. (= *acuminata* Kuhn), *Pluma* Moore, *philippinensis* m'a fourni quelques résultats qui tranchent la question controversée et qui offrent par conséquent quelque intérêt pour la Morphologie et l'Anatomie comparée des Fougères en général.

Caractères morphologiques de la tige principale et des stolons. — La tige principale des *Nephrolepis, cultivés en terre*, provient habituellement, si ce n'est toujours, d'un stolon qui a modifié son extrémité même ou celle d'un de ses rameaux. De là vient qu'elle se prolonge en général inférieurement par une portion cylindrique fort grêle et quelquefois longue de plusieurs centimètres (Pl. V, fig. 8, 9, *S*). Cette région stoloniforme est dépourvue de feuilles, mais elle porte pendant longtemps de nombreuses racines. Celles-ci n'atteignent jamais la longueur et la

(1) *Vergleichende Anatomie*, p. 361, 1877.

grosseur qu'ont celles de la plupart des Fougères voisines des *Nephrolepis ;* leur diamètre dépasse rarement un demi millimètre (Pl. V, fig. 10, *r*). Elles produisent deux rangées de radicelles très fines. Lorsque le bourgeon feuillé est puissamment développé ces racines cessent de fonctionner et finissent par se désorganiser.

Le système fasciculaire de la région inférieure stoloniforme est condensé en un cordon axile et sans moelle : la structure est monostélique.

Au-dessus de cette région, on voit la tige légèrement renflée et couverte par les tronçons basilaires des pétioles d'anciennes feuilles, d'abord très écartés, puis de plus en plus rapprochés à mesure qu'on s'élève sur la tige. A ce niveau les racines deviennent plus rares, mais *au-dessous ou à côté de chaque feuille*, il s'échappe de la tige même et non de la base du pétiole, comme le dit Hofmeister, un stolon qui s'allonge dans le sol ambiant.

En même temps que la tige s'est élargie le système fasciculaire s'est divisé et a formé un réseau dont les premières mailles sont longues et irrégulières, tandis que les suivantes deviennent de plus en plus courtes et régulières à mesure qu'on le considère plus haut dans l'axe principal (Pl. V, fig. 11).

Le volume de celui-ci augmente ensuite graduellement, ses nouveaux entre-nœuds s'élargissent, mais demeurent plus courts, de telle sorte que, dans sa région supérieure dressée hors du sol, la tige ressemble finalement à celle de mainte autre Fougère de petite taille. Sa surface est alors cachée par les bases persistantes des pétioles d'entre lesquelles s'échappent des stolons et quelquefois des racines issues *directement* de la tige.

Telle est l'allure habituelle de la tige feuillée lorsque rien n'a contrarié l'évolution du bourgeon qui l'a engendrée. Mais le développement n'est pas toujours aussi régulier.

Dans certaines conditions difficiles à préciser, la végétation ne poursuit pas son cours normal. Le sommet d'une

tige feuillée, tout en continuant de croître, peut cesser, pendant un certain temps, de produire des feuilles. J'ai observé des tiges dont la partie inférieure stoloniforme (Pl. V, fig. 9, S) était surmontée par une région plus large portant trois ou quatre tronçons de pétioles. Ceux-ci avaient appartenu à des feuilles normalement développées, comme le prouvaient la disposition et le degré de différenciation des faisceaux qui les parcouraient (Pl. V, fig. 9, *p*). Dans cette région feuillée les faisceaux caulinaires formaient un réseau à longues mailles; au-dessus, les éléments de ce réseau se réunissaient de nouveau en un seul cordon axile et la tige reprenait tous les caractères d'un stolon (*S'*). Un peu plus haut celui-ci se renflait de nouveau pour former un axe épais, à entre-nœuds courts supportant une rosette de feuilles en pleine végétation.

Examinons maintenant de plus près les caractères extérieurs des stolons nés sur la région souterraine et sur la région aérienne de l'axe principal. Ceux qui émanent de la première s'allongent modérément dans le sol et y circulent dans toutes les directions, montrant ainsi qu'ils sont moins influencés par le géotropisme que les racines de la plupart des Fougères. Ils produisent un grand nombre de rameaux latéraux qui demeurent le plus souvent courts et qui peuvent dans certaines espèces (*Nephrolepis tuberosa*, *exaltata*, *Pluma*) se renfler en tubercules sphériques, ovoïdes ou claviformes (Pl. V, fig. 12, 13, 14). Parfois aussi le stolon principal, ou l'un de ses rameaux, se divise en deux branches égales, simulant une dichotomie vraie. Dans ce cas, le cylindre central se partage en deux cordons à peu près égaux qui cheminent en divergeant lentement dans une enveloppe corticale commune. Les deux branches ne deviennent libres qu'à six ou huit millimètres au-dessus de la division du cylindre central. Généralement, il naît une racine au niveau de la bifurcation (Pl. V, fig. 17 à 20) (1).

(1) Ce mode de ramification rappelle celui qu'on observe dans les Sélaginelles.

La partie principale et les rameaux des stolons souterrains émettent de nombreuses racines grêles et courtes disposées sans ordre sur autant de rangées longitudinales qu'il y a de groupes vasculaires initiaux à la périphérie du corps vasculaire central.

Les stolons issus de la région aérienne de la tige mère ne s'appliquent pas contre celle-ci, comme le font les racines des Fougères à tige dressée dans l'air. Ils s'en écartent souvent au contraire un peu en remontant d'abord obliquement, puis se recourbent vers le sol, y pénètrent et se comportent alors comme les précédents. Certains d'entre eux ne s'enterrent pas, mais rampent sur le substratum et s'y fixent par quelques racines. D'autres pendent librement dans l'air. Ce sont alors de longs organes flagelliformes, peu ou point ramifiés, ne portant habituellement qu'un petit nombre de racines simples, courtes et transitoires. Ces stolons aériens existent principalement sur les exemplaires qu'on fait végéter sur des troncs d'arbres, c'est-à-dire dans une station que les *Nephrolepis* affectionnent dans leur patrie. Parfois aussi, surtout dans les plantes cultivées en pot, ils sont dus à la prolongation d'un stolon souterrain qui a porté hors du sol son extrémité ou celle d'un de ses rameaux.

Qu'il soit aérien ou souterrain, le stolon et ses rameaux ont leur extrémité couverte de poils écailleux imbriqués autour du sommet végétatif qu'ils protègent. A peu de distance de cette extrémité les poils sont écartés les uns des autres par suite de l'élongation du stolon ; en même temps, ils sont soulevés, avec leur court pédicelle, sur une émergence qui persiste, après leur chute, sous la forme d'une dent conique à pointe tournée vers la base du stolon (1). Ces émergences sont à peine perceptibles à l'œil nu, de sorte que le stolon dépouillé de bonne heure de ses poils paraît entièrement lisse. Si de plus sa surface

(1) Ces émergences ressemblent à celles que MM. Naegeli et Leitgeb ont décrites et figurées sur le tronc principal des racines de Sélaginelles (*Beitræge z. wiss. Botanik.* Heft IV).

est brune ou jaune foncé, comme on le remarque surtout dans les parties souterraines, il aura une ressemblance extérieure frappante avec certaines racines de Fougères.

Structure du stolon. — L'épiderme comprend un seul rang de cellules étroites sur la section transversale, mais très allongées suivant l'axe du stolon. Il diffère de l'assise corticale sous-jacente par l'épaississement un peu plus prononcé de sa paroi externe qui est revêtue d'une cuticule luisante.

Dans sa région moyenne, l'écorce est composée d'éléments très larges. A mesure qu'on se rapproche de l'épiderme d'une part et du cylindre central d'autre part le volume des cellules corticales diminue et l'épaisseur de leur membrane augmente. Dans la zone externe, la différenciation est centripète, les cellules ont leur membrane épaissie uniformément et n'ont pas de méats entre elles. Dans la zone interne, la différenciation est centrifuge et les cellules laissent entre leurs arêtes de petits méats triangulaires ou quadrangulaires. L'assise corticale contiguë à l'endoderme se distingue de bonne heure du reste de l'écorce interne par un épaississement plus prononcé de la paroi interne de ses éléments. Finalement, l'écorce peut épaissir et brunir ses membranes dans toute son étendue. L'endoderme seul échappe à cette différenciation ; ses cellules ne s'épaississent pas, mais prennent des plissements échelonnés sur leurs parois radiales qui se subérifient de très bonne heure. Plus tard, cette subérification s'étend à tout le reste de la membrane (fig. 20 et 21).

Le péricycle est formé de deux à quatre assises dont les cellules sont souvent exactement superposées à celles de l'endoderme. Au-dessous s'étend une ceinture continue de liber, qui commence par un anneau *complet* de cellules étroites et allongées, à contenu granuleux grisâtre, à paroi blanche et nacrée, s'épaississant par les progrès de l'âge. Cet anneau est composé de très petits *tubes grillagés* et correspond au tissu qui a reçu, de M. Russow, le nom de

protophloème. Sous cet anneau on trouve de larges tubes grillagés, mélangés de quelques cellules conjonctives et formant des bandes étendues en arc tangentiellement. Ces bandes ne sont pas continues, mais leurs interruptions ne correspondent nullement toujours, comme on pourrait le croire, aux espaces situés en dehors des groupes vasculaires initiaux. Elles s'étendent souvent par dessus ces groupes dont elles sont séparées par du tissu conjonctif peu développé (fig. 20).

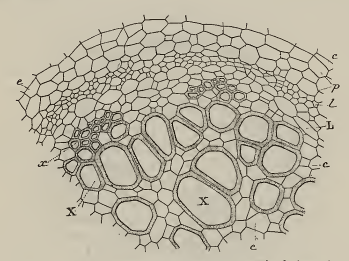


Fig. 20. — *Nephrolepis exaltata*. Section transversale fortement grossie d'une portion du cylindre central d'un stolon souterrain âgé.
Les éléments vasculaires sont tous lignifiés; le liber est beaucoup plus développé que dans les stolons aériens.
(Les lettres ont la même signification que dans les figures précédentes).

Tout l'espace enfermé par le liber annulaire est occupé par le corps vasculaire dont le contour varie suivant le nombre de groupes périphériques de bois primordial (protoxylème) qui en occupent les angles. Ce nombre est toujours supérieur à deux. Il varie de trois à huit dans la même espèce selon la grosseur des stolons et selon qu'on les considère avant ou après une bifurcation.

A ces groupes de protoxylème, composés de vaisseaux réticulés ou rayés, se rattachent, sur les côtés et sur la face

interne, des vaisseaux scalariformes d'autant plus gros qu'ils sont plus rapprochés du centre du corps vasculaire. Ces larges vaisseaux sont souvent séparés les uns des autres et des groupes vasculaires primordiaux par des cellules conjonctives à membrane mince et non lignifiée, avec lesquelles ils constituent ce qu'on peut appeler le métaxylème ou second bois primaire, en raison de leur différenciation tardive.

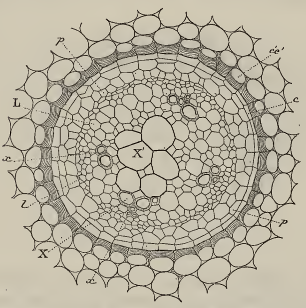


Fig. 21. — *Nephrolepis exaltata.* Section transversale d'un stolon aérien. *éc'*, écorce interne dont l'assise sus-endodermique a ses parois internes fortement épaissies. Les autres lettres ont la même signification que dans les figures précédentes. Le métaxylème et le liber sont moins développés que dans les stolons souterrains.

La structure que nous venons de décrire est celle des stolons souterrains âgés non loin de leur insertion sur la tige mère, par conséquent à un niveau où la différenciation est poussée aussi loin que possible (fig. 20). Celle des stolons aériens est un peu différente. Dans ceux-ci le péricycle est composé de cellules généralement plus aplaties. Le protophloème y forme également un anneau complet, mais

les gros tubes grillagés constituant le métaphloème y sont plus rares et un peu moins larges, ce qui explique le doute exprimé par de Bary au sujet de la continuité de la ceinture libérienne. Le bois enfin y est souvent réduit aux groupes vasculaires initiaux, les larges éléments vasculaires centraux du métaxylème ne s'étant pas différenciés (fig. 21). On voit que les réductions frappent surtout les éléments conducteurs et qu'elles sont évidemment en rapport avec les autres propriétés des stolons aériens, qui, ainsi qu'on l'a vu plus haut, ne produisent que peu de racines transitoires et se ramifient bien moins que les stolons souterrains chargés de conduire l'eau absorbée par leurs nombreuses racines.

Le stolon naît au sommet végétatif de la tige principale aux dépens d'une cellule *superficielle* en forme de pyramide quadrangulaire tronquée dont la grande base légèrement bombée est tournée en dehors. Cette cellule forme, par trois cloisons obliques, une cellule mère tétraédrique ou cellule terminale qui produira les tissus du stolon.

Quand le stolon produit des rameaux latéraux, ceux-ci naissent comme le stolon lui-même d'une cellule *superficielle* et non pas d'une cellule épidermique comme on l'admet généralement. Au moment où la cellule mère du stolon ou d'un de ses rameaux se constitue l'épiderme n'est pas encore isolé à la périphérie du méristème terminal. Il se sépare d'une assise initiale qui donne en outre une partie de de l'écorce externe (1).

Tubercules. — Les tubercules sphériques, ovoïdes, claviformes ou plus rarement lobés qu'on rencontre dans plusieurs espèces sont dus au renflement de l'extrémité d'un stolon principal ou d'un de ses rameaux (Pl. V, fig. 12, 13, 14). Leur surface, d'un jaune pâle, est parsemée de petites taches brunâtres, disposées avec une certaine régu-

(1) L'apparition des productions latérales exogènes (poils, feuilles, rameaux) *précède* la spécialisation de l'épiderme non seulement dans les *Nephrolepis*, mais aussi dans les autres Fougères.

larité sur les tubercules âgés. Ces taches sont dues aux pédicelles flétris des poils tombés.

L'extrémité du tubercule, c'est-à-dire le point diamétralement opposé à son insertion sur le stolon, est couverte de poils scarieux imbriqués sur un sommet végétatif saillant comme celui des stolons normaux.

En passant dans le tubercule, le système libéroligneux central du stolon se ramifie en une dizaine de branches fines qui s'unissent en un réseau à mailles assez régulières (Pl. V, fig. 16) et qui, sur la section transversale, sont disposées sur un seul cercle (Pl. V, fig. 15). Chacun de ces faisceaux est recouvert par un endoderme spécial et possède une structure le plus souvent concentrique, rarement bicollatérale. Vers le sommet du tubercule, les cordons du réseau se concentrent de nouveau en un cylindre central qui se prolonge dans le mamelon apical.

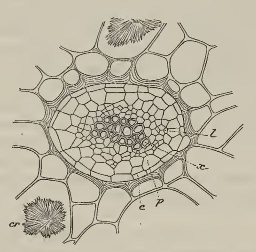


Fig. 22. — *Nephrolepis exaltata*. Section transversale d'un faisceau du tubercule.
Le parenchyme fondamental renferme des sphéro-cristaux, *cr*.

Le parenchyme fondamental qui forme la masse principale du renflement est composé de très grandes cellules qui renfermaient, dans les exemplaires que j'ai examinés, quelques grains d'amidon assez rares et très petits et de

plus des masses d'aspect cristallin qui avaient la forme et les caractères des sphérocristaux figurés et longuement décrits par M. Russow dans le parenchyme du *Marattia cicutifolia,* de l'*Angiopteris evecta* et du *Selaginella Martensii* (fig. 22, *cr*) (1).

Racines. — Nous avons dit plus haut que la partie principale et les rameaux du stolon souterrain portent de nombreuses racines grêles et en général assez courtes, disposées en plusieurs séries longitudinales correspondant aux groupes vasculaires primordiaux du cylindre central. De semblables racines s'échappent également des stolons aériens, parfois aussi des flancs d'un tubercule et même de la tige principale feuillée (Pl. V, fig. 8, 10, 12, 13).

Ces dernières *ont toujours le volume et la structure binaire* de celles qui naissent habituellement en grand nombre sur les stolons souterrains avec lesquels on ne saurait par conséquent les confondre.

Leur assise pilifère est formée de cellules inégales près de deux fois plus nombreuses que celles de l'écorce externe qui est réduite à une seule assise. Dans ces deux couches les membranes restent relativement minces, mais brunissent fortement (fig. 23).

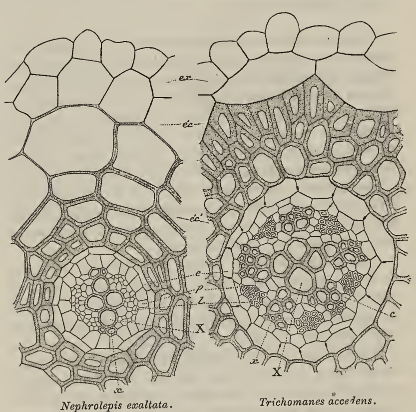
L'écorce interne, non compris l'endoderme, est composée de cinq à douze files rayonnantes de cellules dont le volume diminue vers l'intérieur, en même temps que l'épaisseur de leur membrane augmente. Assez fréquemment, la cellule interne d'une file et celle qui la recouvre immédiatement sont dédoublées par une cloison radiale. L'endoderme est nettement caractérisé, dans le jeune âge, par les plissements de ses parois radiales ; plus tard, ses membranes se subérifient totalement.

Le péricycle est généralement simple. Ses cellules sont souvent un peu allongées radialement. Un arc libérien s'étend de chaque côté d'une bande vasculaire diamétrale

(1) *Vergleichende Untersuch.*, p. 110, pl. VII, fig. 140 et 145.

dont les vaisseaux primordiaux sont, ici de même que dans toute racine à l'état primaire, adossés au péricycle.

Cette constitution anatomique est donc essentiellement conforme à celle que l'on considère comme caractéristique



Nephrolepis exaltata. *Trichomanes accedens.*

Fig. 23. — Sections transversales de racines parfaites.

ex, assise pilifère ; *éc*, écorce externe réduite à une seule assise ; *éc'*, écorce interne à membranes épaissies et brunies ; *e*, endoderme ; *p*, péricycle simple ; *x*, protoxylème ; X, métaxylème ; *l*, liber ; *c*, tissu conjonctif.

de l'état primaire de la racine eu général. Quoi qu'en dise M. Trécul, les racines binaires que je viens de décrire *sont les seules racines des Nephrolepis.* Elles diffèrent absolument des stolons que ce botaniste prend pour les racines primaires de ces plantes ; elles n'ont jamais, comme il le prétend, cette « zone libérienne continue,

qui, dans les Fougères et dans les *Nephrolepis* en particulier, est le seul produit de l'anneau de cambium (1). » Dans toutes les Fougères, le cylindre central de la racine montre cette *alternance du bois primordial et du liber qui caractérise la racine primaire en général*, qu'elle soit construite suivant le type binaire, comme dans les *Nephrolepis* et dans la plupart des autres Polypodiacées, ou suivant un type supérieur, comme dans la plupart des *Trichomanes* (fig. 23).

J'ajouterai que les racines des *Nephrolepis* naissent dans l'intérieur du méristème terminal du stolon et que, dès leur premier début, elles développent une *coiffe*, qui se regénère sans cesse et recouvre leur extrémité aussi longtemps qu'elles existent.

Bien que M. Trécul me mette au « défi (2) » de lui montrer une seule racine sur une tige feuillée de *Nephrolepis* et qu'il m'accuse « de me dérober à toute discussion (3), » je crois inutile de répondre ici aux arguments sans portée qu'il oppose à ma manière de voir, et j'ose croire que la démonstration de la nature caulinaire des stolons des *Nephrolepis* ne laisse plus rien à désirer, après les développements que je viens de donner à ce sujet.

Toutefois, je suis loin de nier, je le répète, la possibilité de l'origine radicale des rameaux adventifs sous-foliaires de certaines Fougères ; je constate seulement que les raisons alléguées en sa faveur ne constituent pas une démonstration et que les exemples cités à l'appui sont discutables. En l'absence de preuves positives, il est toujours prudent de n'admettre une telle origine qu'avec la plus grande réserve et, seulement, lorsque tout autre interprétation serait moins rationnelle.

Racines gemmipares de l'Anisogonium seramporense. — Les cas où la modification de l'extrémité de la racine

(1) Comptes rendus, CV, p. 338, 1887.
(2) Comptes rendus, CI, p. 920, 1885.
(3) Comptes rendus, CV, p. 337, 1887.

en une tige portant feuilles soit bien démontrée, sont très rares. Elle a été dûment constatée, parmi les Cryptogames vasculaires, dans *Ophioglossum vulgatum* (par Mettenius, Van Tieghem, Holle), *Oph. pedunculosum* (Hofmeister), *Oph. nudicaule* (Fée), *Botrychium Lunaria* (Lecoq, Duval-Jouve), dans plusieurs Sélaginelles (Pfeffer); parmi les Phanérogames dans le *Neottia Nidus-Avis* (Vaucher, Irmisch, Prillieux, Warming), dans l'*Anthurium longifolium* (Gœbel) et dans *Balsamina hortensis* (Karsten).

A ces exemples il convient d'ajouter celui qui m'a été fourni par l'*Anisogonium seramporense* Presl, de la tribu des Aspléniées.

Ce mode de propagation s'est renouvelé trois fois sur un fort exemplaire de cette plante enterré dans le sol meuble d'une serre chaude. Des trois bourgeons observés (Pl. V, fig. 21, 22, 23), l'un émergeait du sol à 1^{m}50 cent. environ du pied-mère ; les deux autres s'étaient développés à l'extrémité de racines plus courtes. Ces racines s'étendaient horizontalement dans la terre à une faible profondeur et dans les trois cas il a été facile de les suivre jusque près de leur insertion sur la tige, mais sans qu'il fût possible de voir si cette insertion avait lieu comme celle des racines ordinaires ; pour éclaircir ce point, il eût fallu sacrifier la plante entière et en isoler le système fasciculaire au niveau du départ des racines gemmipares. Celles-ci avaient exactement le volume des racines normales de la même plante. Leur diamètre ne dépassait guère deux millimètres.

La limite entre la racine et le bourgeon qui la termine est nettement indiquée par une saillie circulaire (Pl. V, fig. 21, 22, 23, *b*), dont la production semble due aux tensions antagonistes des tissus de ces organes, ainsi que les faits suivants tendent à le prouver. En deçà de la saillie, sur la racine, le cylindre central des radicelles, au lieu de s'insérer perpendiculairement, comme d'habitude, suit, pendant son trajet intracortical, une direction oblique ascendante ; au-delà de cette saillie, dans la base du bour-

geon, le cylindre libéroligneux des racines latérales prend au contraire une direction oblique descendante. On peut en conclure que vers l'extrémité de la racine la tension est positive dans l'écorce, qui tend à s'allonger davantage, et négative dans le cylindre central, qui résiste à cet allongement. A la base du bourgeon, la tension change; elle devient positive dans le cylindre central et négative dans l'écorce. De là, dans l'écorce des deux organes, une poussée en sens inverse, qui détermine la formation d'un bourrelet à leur limite (fig. 24).

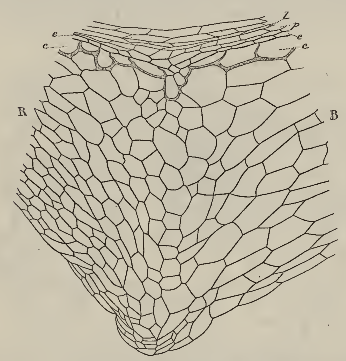


Fig. 24. — *Anisogonium Seramporense*. Section transversale axile passant par le bourrelet cortical qui trace la limite de la racine et du bourgeon. R, écorce de la racine; B, écorce du bourgeon; *c*, assise sus-endodermique à membranes épaissies sur les faces latérales et sur la face externe. *e*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, liber.

Cette limite, tracée à la surface de l'écorce et visible à l'œil nu, ne se manifeste par aucun signe extérieur perceptible à la surface du système fasciculaire, ainsi qu'on

le voit dans la figure 24, pl. V. Ce seul fait démontre clairement que c'est bien l'extrémité même de la racine qui s'est transformée pour produire le bourgeon. Néanmoins la limite entre les deux organes est tout aussi tranchée dans le cylindre central que dans l'écorce.

En deça de la saillie corticale, dans la racine, le cylindre central a la même structure que celui des racines normales de l'*Anisogonium*. L'assise sus-endodermique a ses parois externes et latérales fortement épaissies, tandis que les parois internes demeurent minces, de même que les membranes de l'endoderme qui est bien caractérisé (fig. 25).

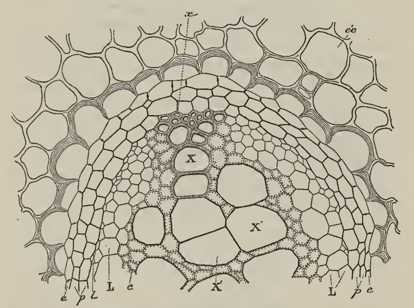


Fig. 25. — *Anisogonium Seramporense*. Une moitié de cylindre central de la racine binaire coupée transversalement.

éc, écorce interne; *e*, endoderme; *p*, péricycle; *l*, protophloème; L, métaphloéme; *c*, tissu conjonctif amylifère; *x*, protoxylème; X, métaxylème différencié; X', éléments vasculaires non différenciés.

Le péricycle est formé de deux assises; le liber est très net et se distingue, à sa limite externe, du péricycle par la petitesse de ses éléments primordiaux, à sa limite interne, du tissu conjonctif par son contenu cellulaire hyalin.

Le bois présente deux pôles de protoxylème adossés au péricycle; le métaxylème y est très développé et renferme du tissu conjonctif intervasculaire abondant. La différenciation des deux faisceaux ligneux est rigoureusement centripète; elle gagne rarement les éléments vasculaires qui sont situés tout à fait au centre du massif ligneux. A mesure que l'on se rapproche du bourrelet séparateur, le volume du massif ligneux augmente; le nombre des éléments vasculaires s'accroit aussi bien au centre qu'à la périphérie; mais le protoxylème demeure au contact du péricycle : jusqu'à la limite des deux organes superposés la structure est radiculaire.

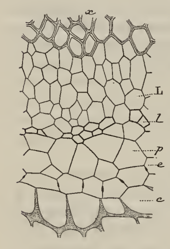


Fig. 26. — *Anisogonium Seramporense.* Bord du cylindre central, immédiatement au-delà du bourrelet cortical, dans la base du bourgeon.

Le protoxylème, *x*, est séparé du péricycle, *p*, par du tissu libérien, dont les éléments externes commencent à se différencier en protophloème, *l*. *e*, endoderme; *c*, assise sus-endodermique.

A ce niveau apparaît un troisième groupe de protoxylème, appliqué contre de gros vaisseaux scalariformes, sur les flancs du corps vasculaire qui prend bientôt la figure d'un triangle inéquilatéral dont les sommets sont occupés par des groupes de bois primordial puissamment développés (fig. 26). Deux de ces groupes sont dus à la prolongation de ceux de la racine-mère (Pl. V, fig. 26, *x*). Dès ce moment on constate l'existence d'éléments libériens entre le péricycle et les petits vaisseaux périphériques : la structure est devenue caulinaire.

Il apparait ensuite de nouveaux groupes de protoxylème au pourtour de la masse ligneuse qui arrondit ses faces et tend à devenir circulaire (Pl. V, fig. 27, 28), en même temps les gros vaisseaux scalariformes disparaissent de son centre et sont remplacés par un îlot de tissu conjonctif (Pl. V, fig. 29). Un peu plus loin, ce corps vasculaire tubuleux s'ouvre d'un côté et prend sur la section transversale la forme d'un fer à cheval, dont le contour externe est occupé par des amas de protoxylème qui, à l'extrémité des branches du fer à cheval, sont plus développés qu'ailleurs et parfois adossés au péricycle. Celui-ci se déprime un peu entre les deux branches de l'arc ligneux et tend à pénétrer dans sa concavité (Pl. V, fig. 30).

A quelques millimètres de sa base, l'axe du bourgeon placé jusqu'alors dans le prolongement de la racine-mère, se coude, se dresse verticalement et produit des feuilles. Vers l'insertion de la première feuille, le fond de la gouttière vasculaire est renforcé par le développement d'un grand nombre de larges vaisseaux scalariformes, les lames qui en forment les bords s'allongent en s'atténuant vers leur extrémité et se préparent à émettre deux faisceaux foliaires (Pl. V, fig. 31).

Au-dessus de cette première feuille, la gouttière vasculaire présentant dès lors du liber sur la surface interne de ses parois, se partage en deux faisceaux lamellaires, qui ouvrent la maille qui soutient les deux faisceaux de la feuille suivante. Plus haut, chacun des deux faisceaux lamellaires se divise à son tour pour ouvrir de nouvelles mailles foliaires. Les faisceaux caulinaires qui en résultent se subdivisent encore à des hauteurs différentes, à mesure que le bourgeon devient plus puissant; puis ils se rapprochent deux à deux, et, en s'anastomosant, ferment les mailles foliaires.

La plupart des individus cultivés de l'*Anisogonium seramporense* proviennent vraisemblablement de bourgeons nés sur des racines. Il en est du moins ainsi pour ceux qui existent dans les serres de la ville de Lyon et qui, bien

que très vigoureux, produisent très rarement des feuilles fertiles. Cette propagation par bourgeons radicaux, qui paraît habituelle dans cette espèce, a-t-elle la même importance biologique que dans plusieurs *Ophioglossum* chez lesquels on ne connaît pas encore d'autre mode de multiplication? Aurait-elle pour but d'assurer la durée de l'espèce à défaut de spores parfaites et capables de germer comme on peut le présumer pour les Ophioglosses dont il s'agit.

L'on peut tirer de la modification de l'extrêmité d'une racine parfaite en un bourgeon feuillé la conclusion suivante, qui n'est pas sans importance : il suffit que ce phénomène se produise dans un jeune mamelon radiculaire encore inclus dans la tige-mère pour que l'on se trouve en présence d'un cas analogue à ceux que H. Karsten et M. Trécul ont signalés, mais sans preuves suffisantes, dans le *Diplazium celtidifolium*, le *Blechnum occidentale*, etc.

CONCLUSIONS

A l'exception d'un certain nombre de *Trichomanes*, toutes les Fougères actuellement connues produisent des racines latérales.

Ces organes *naissent toujours*, sauf dans le *Ceratopteris thalictroides*, en même temps que les autres membres latéraux, en des points habituellement déterminés, *dans le méristème primitif* qui constitue le sommet de la tige : ce sont par conséquent des *racines latérales normales*.

Chez les *Cyathea* et les *Alsophila*, placés dans des conditions de végétation défavorables, les racines nées sur la partie aérienne de la tige, peuvent cesser de croître peu de temps après leur naissance. Tantôt, elles se développent si lentement dans le tissu cortical de la tige qu'elles n'arrivent pas à le traverser complètement avant la différenciation de sa couche périphérique en une gaîne scléreuse brune : elles demeurent alors indéfiniment *latentes*. Tantôt, leur croissance intracaulinaire plus rapide leur permet de traverser rapidement toute l'écorce encore parenchymateuse du sommet végétatif caulinaire ; mais elles cessent de s'allonger sitôt que leur extrémité fait légèrement saillie à l'extérieur : elles peuvent alors demeurer *stationnaires* fort longtemps sous la forme de petites verrucosités brunâtres visibles sur les coussinets infrapétiolaires. C'est le développement tardif de ces racines stationnaires, sur des parties âgées du tronc des Cyathé-

acées, qui a fait croire à la production de véritables racines adventives, signalées chez ces plantes par Karsten.

La végétation normale des racines, après leur production à la surface de la tige, est favorisée tantôt par des conditions climatologiques particulières (humidité, obscurité, etc.), tantôt par l'organisation même de la plante qui les a produites (persistance des pétioles et de la toison laineuse des *Balantium* et des *Cibotium*, niches foliaires de l'*Asplenum Nidus*, feuilles recouvrantes des *Platycerium*).

Chez les Phanérogames vivaces par leur système souterrain (rhizome) les anciennes racines se désorganisent rapidement et sont remplacées chaque année; chez beaucoup de Fougères, au contraire, ces organes ont une longévité remarquable. C'est ainsi que j'ai observé des Cyathéacées dont les seules racines développées s'échappaient de la base d'une tige très âgée et fonctionnaient évidemment depuis nombre d'années. Elles résistent à la décomposition grâce, sans doute, à l'acide filicitannique qui imprègne et colore en brun les membranes de leur appareil tégumentaire.

Les racines des Fougères sont peu volumineuses. Leur diamètre varie généralement de 1^{mm} à 1^{mm} 1/2; il atteint rarement 3^{mm} (*Saccoloma* spec.). Chez la plupart des Hyménophyllacées il ne dépasse pas $0^{mm}5$. Leur grosseur varie d'ailleurs non seulement dans des espèces différentes mais aussi parfois dans les individus de la même espèce suivant leur âge et leur plus ou moins de vigueur.

Leur nombre est relativement peu considérable dans les Fougères dont la tige grêle, longuement traçante ou grimpante, porte des feuilles petites ou peu nombreuses (plusieurs Hyménophyllacées, Acrostichacées, *Niphobolus Lingua*, *Lithobrochia Vespertilionis*, *Davallia* vrais, etc.); ainsi que dans celles dont les feuilles, grandes et nombreuses, sont garanties contre une transpiration active par un épiderme villeux ou cireux interrompu seulement par de rares stomates (plusieurs Acrostichacées, *Polypodium*

glaucum, crassifolium, etc.). Dans ce cas les racines sont, le plus souvent, disposées sans ordre défini.

Dans les Fougères à tige oblique ou dressée, dont les racines occupent une position déterminée par rapport aux feuilles, nous aurons deux cas à considérer :

Tantôt le nombre de ces organes, correspondant à chaque feuille, est absolument constant. Ainsi l'on trouve *une* seule racine chez les *Athyrium* et chez plusieurs *Asplenum*, *deux* chez les *Osmunda* et les *Todea*, quels que soient d'ailleurs l'âge et le développement des individus considérés. Certains *Aspidium* en produisent toujours *trois*, dès que la croissance terminale de la tige et la production des membres latéraux ont pris une allure régulière.

Tantôt le nombre des racines, correspondant à chaque feuille, augmente à mesure que le sommet de la tige devient plus puissant et développe des feuilles plus grandes. Il peut varier de *deux* à *vingt* chez divers *Pteris* et *Gymnogramme*, et s'élever jusqu'à *deux cents* et au-delà chez les Cyathéacées arborescentes.

Les racines latérales des Fougères tirent leur origine de la tige. Le *Ceratopteris thalictroides* fait seul exception à cette loi. Dans cette espèce annuelle et aquatique, originaire des régions tropicales, ces organes *naissent sur les feuilles*, sur la base du pétiole, et leur cylindre central émane des faisceaux pétiolaires. On attribue souvent la même origine à toutes les racines latérales de la plupart des Fougères de nos contrées, et tous les traités didactiques de botanique citent un ou plusieurs exemples de ce cas (*Aspidium filix-mas, Athyrium filix-femina*, etc.). J'ai démontré que cette opinion est erronée et j'ai indiqué les causes qui l'ont accréditée jusqu'à ce jour. Néanmoins, le cas signalé par les auteurs classiques subsiste, mais le *Ceratopteris* devra seul, pour le moment, remplacer les exemples cités habituellement.

C'est en isolant de grandes portions du système fasci-

culaire qu'on évite le plus facilement les erreurs du genre de celle que je viens de signaler. Dans ce but, la dissection de matériaux frais ou macérés dans l'alcool doit être préférée aux autres procédés que nous avons indiqués et que nous conseillons d'employer seulement dans quelques cas particuliers où l'organisation de la tige rend la dissection impossible ou excessivement difficile.

Les différents modes d'insertion de la racine sont indiqués sommairement dans un tableau qui précède leur description détaillée (p. 22); je puis donc me borner ici à formuler les deux règles suivantes qui sont la généralisation, aussi judicieuse que possible, des dispositions qu'on observe le plus fréquemment.

1° Les racines sont disposées sans ordre défini (*R. éparses*) sur les tiges rampantes ou grimpantes qui ont leurs faisceaux concentrés en un seul cordon axile, ou fusionnés látéralement en un cylindre creux ou bien anastomosés en mailles *inégales et irrégulières ne correspondant pas aux feuilles*. Le plus souvent, dans ce cas, les racines occupent exclusivement ou de préférence le côté ventral de la tige.

2° Les racines sont au contraire localisées sous les feuilles (*R. sous-foliaires*), quelle que soit d'ailleurs la direction de la tige, quand celle-ci est parcourue par des faisceaux unis en un réseau dont les mailles *égales et régulières*, mais plus ou moins étendues, *correspondent aux feuilles*.

Les Osmondacées, qui rentrent dans ce deuxième cas, méritent une mention particulière. On sait depuis longtemps que les plantes de cette famille émettent deux racines à chaque feuille; mais l'on croyait que ces organes émanaient de *traces foliaires unies en sympodes isolés et enroulés en hélice*, disposées, par conséquent, suivant un mode très répandu chez les Dicotylédones. Nous avons montré que cette analogie surprenante n'existe pas et que les faisceaux *caulinaires* des Osmondacées ou, du moins, les cordons ligneux de ces faisceaux *sont anastomosés en*

mailles correspondant aux feuilles, conformément à ce que l'on observe dans la plupart des Fougères à tige dressée.

Il convient de remarquer que les deux règles précédentes ne sont pas absolues. Ainsi, plusieurs *Davallia* (de la section *Eudavallia*) ont un système fasciculaire à mailles irrégulières avec des racines *localisées* sous les bourgeons latéraux (*R. sous-gemmaires*), au voisinage des feuilles. D'autre part les racines sont *éparses* bien que les mailles du système fasciculaire correspondent aux feuilles, dans *Olfersia cervina, Onoclea sensibilis*, plusieurs *Adiantum, Allosorus crispus, Aspidium Serra, Pteris longifolia, Aneimia fraximifolia, Alsophila eriocarpa.*

Cette dernière espèce constitue une exception remarquable parmi les Cyathéacées. Tous les autres *Alsophila* et *Cyathea*, étudiés jusqu'à présent, même ceux qui possèdent un réseau fasciculaire intracortical, ont toutes les racines localisées sur les coussinets pétiolaires. Dans l'*Alsophila eriocarpa* au contraire, ces organes sont dispersés sur toute la surface de la tige et reliés aux faisceaux externes d'un double système fasciculaire intracortical, qui forme un *réseau radicifère* très développé.

Le nombre de ces exceptions augmentera sans aucun doute à la suite de nouvelles recherches, mais il est permis de croire que ce ne sera pas en raison directe du nombre des espèces qui seront étudiées. On peut donc espérer non seulement que les deux règles établies subsisteront toujours, mais encore qu'elles approcheront de plus en plus de la rigueur exigible de toute généralisation.

Les exceptions signalées constituent précisément des types intermédiaires entre les deux types principaux. Des transitions existent également entre les divers modes secondaires qni se groupent autour d'un même type principal. Parfois, il existe un enchaînement remarquable entre certaines tribus d'une même famille (entre Aspléniées et Aspidiées, Adiantées et Ptéridées, Balantiées et Cyathéées) que l'on s'accorde à rapprocher dans les classifications basées sur les caractères morphologiques extérieurs si faciles à constater.

Dans certains cas, l'anatomie aide à trancher des questions litigieuses : ainsi, elle confirme l'opinion des botanistes qui ont séparé les *Phegopteris* des Polypodiées pour les placer dans les Aspidiées; elle impose la réunion du *Polypodium alpestre* Hoppe (*P. rhœticum* L.) avec l'*Athyrium filix femina* Roth, ou tout au moins, le rapprochement de ces deux plantes, si l'on accorde à la première le rang d'une bonne espèce.

D'autre part, des groupes qui paraissent parfaitement homogènes et fondés sur des affinités morphologiques incontestables, montrent dans la distribution du système fasciculaire caulinaire et radical une variabilité surprenante : témoin les *Adiantum* chez lesquels nous avons trouvé quatre modes différents d'insertion ne concordant nullement avec les divisions établies dans ce genre d'après la continuité ou la discontinuité des sores marginaux.

On voit que la connaissance des caractères anatomiques des Fougères peut être parfois très avantageuse pour la classification ; mais il est permis d'affirmer qu'une application trop large des données qu'elle fournit serait téméraire et prématurée dans l'état actuel de la science.

Plusieurs des modes d'insertion de la racine des Fougères se retrouvent, comme on devait s'y attendre, chez les autres Filicinées (Marattiacées, Ophioglossées, Hydroptérides). Sous ce rapport, la ressemblance est moins évidente avec les Équisétacées ; et nous la voyons s'effacer à peu près complètement chez les Lycopodinées.

On rencontre également des termes de comparaison parmi les Phanérogames ; mais le type des racines sous-foliaires, si fréquent dans les Fougères, paraît, au contraire, des plus rares parmi les végétaux vasculaires supérieurs. Il existe avec une constance remarquable chez la plupart des Nymphéacées et chez plusieurs Aroïdées.

Le raccordement du système fasciculaire de la racine avec celui de la tige soulève des problèmes difficiles et dé-

pend de phénomènes compliqués, dont la solution et l'explication exigent la connaisance approfondie de la formation et de la différenciation des tissus de la tige et des membres latéraux. Depuis deux ans nos recherches ont eu pour but d'éclairer ces questions auxquelles nous consacrerons un mémoire assez étendu. Dans le présent travail nous nous sommes borné à signaler les faits suivants :

1° Tantôt le cylindre central de la racine se raccorde *directement* avec le système fasciculaire de la tige. Il est alors entouré par une zone corticale propre à partir de sa base et pendant son trajet intracortical qui est oblique descendant (*Aneimia, Osmunda, Todea*), ou bien il est limité, dans la partie basilaire de son trajet, par l'écorce de la tige mère qu'il traverse à peu près perpendiculairement (plusieurs *Adiantum*, certaines Cyathéacées, etc.) ;

2° Tantôt le cylindre central d'une seule racine ou de plusieurs racines se raccorde avec le système caulinaire *par l'intermédiaire d'un faisceau radical à structure caulinaire*, enveloppé directement par le parenchyme fondamental de la tige mère qu'il traverse en prenant habituellement une direction oblique ascendante. La racine est alors portée sur une sorte de pédicule comparable à certains égards à celui que M. Ph. Van-Tieghem a signalé récemment à la base des radicelles de plusieurs Fougères.

Ces deux cas correspondent le plus souvent à deux procédés bien différents que la racine naissante emploie pour apparaître à l'extérieur. Dans le premier cas (surtout chez l'*Aneimia*, l'*Osmunda* et les Cyathéacées) le mamelon radiculaire se fraye un passage en désorganisant peu à peu le tissu cortical assez épais qui recouvre son extrémité. Dans le second cas, il devient libre en disjoignant le plus souvent simplement le tissu cortical caulinaire réduit à une ou deux assises superficielles en regard de sa pointe (plusieurs *Adiantum*, *Asplenum*, etc.).

De là vient qu'un examen superficiel peut faire croire que les racines de beaucoup de Fougères sont exogènes et l'on comprend que Karsten ait pu dire que le cône de

tissu générateur, qui constitue l'ébauche des rameaux ou des racines dans le méristème terminal de la tige, est de nature indéterminée et peut donner indifféremment un rameau ou une racine.

Cette assertion de Karsten est basée principalement sur l'observation de rameaux allongés, à base très étroite, qui, dans certaines Fougères occupent la position qu'ont habituellement les racines de ces plantes. L'opinion de M. Trécul sur le même sujet n'est pas mieux fondée. Ce botaniste a décrit les « rameaux adventifs d'origine radiculaire » de plusieurs Fougères (*Blechnum occidentale*, *Asplenum Serra*, *Aspidium quinquangulare*, divers *Nephrolepis*).

Il nous a été facile de montrer que l'argument tiré de la position de ces organes ne saurait, à lui seul, suffire pour décider de leur nature morphologique.

Pour rendre sa démonstration aussi rigoureuse que possible, M. Trécul prétend que, parmi ces productions, les unes ont la structure radicale au moins à leur base (*Blechnum occidentale*, *Aspidium quinquangulare*), les autres dans toute leur étendue (stolons des *Nephrolepis*). Or, il ressort des descriptions mêmes de ce botaniste et il résulte de nos propres recherches que, dans les premières, la structure est manifestement caulinaire, même au niveau de leur insertion sur la tige. Il était donc inutile d'insister longuement sur ce sujet.

Quant aux stolons radiciformes des *Nephrolepis*, il nous a paru nécessaire de les décrire avec plus de détails, parce que leur structure *radicale* a été « proclamée » non seulement par M. Trécul, mais encore décrite par plusieurs autres botanistes éminents.

La nature caulinaire de ces stolons est démontrée :

1° Par leur origine aux dépens d'une cellule superficielle de la tige mère : ils sont exogènes ;

2° Par le mode de formation et le fonctionnement de leur méristème terminal : ils sont dépourvus de coiffe et produisent souvent des feuilles et des racines latérales

naissant, comme celles des autres Fougères, très près de leur sommet;

3° Par leur structure anatomique : ils renferment un corps ligneux central entouré d'une zone libérienne *continue* ;

4° Par l'existence de poils scarieux analogues à ceux qu'on rencontre sur la tige principale ;

5° Par leur ramification, qui simule parfois une dichotomie analogue à celle qu'on observe dans la tige de plusieurs autres Fougères.

Après avoir montré que les arguments invoqués par MM. Karsten et Trécul ne constituent pas une démonstration de leur opinion touchant la modification de l'extrémité de la racine en un bourgeon feuillé, nous avons signalé une Fougère, l'*Anisogonium seramporense*, dans laquelle ce phénomène de gemmiparité par les racines paraît assez fréquent. Dans cette espèce, nous avons observé plusieurs fois des racines bien développées dont l'extrémité même s'était modifiée en un bourgeon portant plusieurs jeunes feuilles.

Rien n'empêche d'admettre que ce phénomène, constaté sur des racines parfaites et déjà très longues, ne puisse également se produire dans le jeune mamelon radiculaire encore inclus dans les tissus de la tige mère. Ce cas échéant, l'on aurait des rameaux offrant, à leur insertion, la structure caulinaire comme ceux auxquels Karsten et Trécul ont attribué, mais sans raisons suffisantes, une origine radicale.

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE III.

DES RACINES GEMMIPARES CHEZ LES FOUGÈRES.

ADDITION A LA PAGE 86

Le présent travail était déjà sous presse lorsque je pus me procurer le squelette libéroligneux d'un gros tronc de *Cibotium regale* Moore. Cette espèce présente plusieurs caractères qui la rapprochent beaucoup des *Cyathea* et des *Alsophila*.

La limite entre la tige et la feuille est nettement tracée par une lame cicatricielle sclérenchymateuse traversée par des faisceaux bien distincts et disposés à ce niveau en trois groupes : un groupe inférieur de 10 à 12 faisceaux parallèle au bord dorsal de la cicatrice et deux groupes supérieurs symétriques présentant chacun un arc périphérique

de 6 faisceaux, une série rentrante latérale et une série rentrante médiane. Cette dernière comprend 4 faisceaux; il y a donc 8 faisceaux sur deux rangées parallèles au plan médian de la cicatrice dans l'espace circonscrit par l'arc supérieur périphérique et ses deux séries rentrantes latérales. Ces faisceaux correspondent aux faisceaux centraux du pétiole des Cyathéées que la plupart des botanistes (Mohl, Karsten, Mettenius, de Bary, etc.) considèrent comme dus à la prolongation de cordons libéroligneux issus de la moelle. Ils ne sauraient avoir une telle origine dans le *Cibotium regale* qui, de même que ses congénères, est dépourvu de faisceaux intramédullaires. Ils proviennent de deux larges lobes rentrants émanés du haut de l'ouverture foliaire, de sorte que les faisceaux centraux les plus bas placés dans la cicatrice forment manifestement le sommet organique de celle-ci. L'hypothèse proposée par M. Trécul pour expliquer la position centrale des faisceaux de la double série rentrante médiane chez les Cyathéées (Voy. p. 90), se trouve donc vérifiée par la disposition que nous venons d'indiquer chez les *Cibotium regale*, qui est très voisin des *Cyathea*.

A peine entrés dans le pétiole, les faisceaux de chacun des trois groupes s'unissent en une lame un peu ondulée, comme dans d'autres *Cibotium* et dans les *Balantium*. Dans le coussinet infrapétiolaire, par conséquent dans la tige, ils s'attachent chacun isolément sur le bord d'une lame continue formée par l'évasement de l'ouverture foliaire.

Les nombreuses racines correspondant à chaque feuille émanent toutes de cette lame avant sa division en faisceaux foliaires distincts.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE 1

Fig. 1, 2. *Osmunda regalis.*

Fig. 1. Racine avec un seul rang de radicelles, *r*. Gr. nat.

Fig. 2. Racine dans laquelle l'extinction du point végétatif, *s*, a favorisé la production de nombreuses radicelles. Gr. nat.

Fig. 3, 4. *Alsophila Moorei.*

Fig. 3. Racine ne portant des radicelles, *r*, que sur la convexité des courbures. Gr. nat.

Fig. 4. Racine développée dans dans une atmosphère sombre et humide. 1/8 de la gr. nat.

Fig. 5. *Hymenophyllum demissum.* Rhizome vu par la face supérieure. *f*, feuilles jeunes ; *g*, bourgeon ; *r*, racines ventrales. Gr. 2.

Fig. 6, 8. *Lygodium scandens.*

Fig. 6. Rhizome vu de côté. *f*, tronçons basilaires des pétioles ; *r*. racines ventrales. Gr. nat.

Fig. 8. Section transversale du rhizome avec cylindre central sans moelle. *r*, racine dirigée perpendiculairement à l'axe de la tige. Gr. 3.

Fig. 7, 9, 10. *Odontoloma tenuifolium.*

Fig. 7. Rhizome vu de côté. *f*, base des pétioles ; *r*, racines dirigées en avant à leur base. Gr. nat.

Fig. 9. Section transversale du rhizome. *c*, cylindre central avec fausse moelle ; *f*, faisceau foliaire sectionné à 1mm 1/2 environ de son insertion sur le cylindre central. Gr. 4.

Fig. 10. Coupe du rhizome montrant le départ d'un faisceau foliaire, *f*, et de trois racines, *r*. Gr. 4.

Fig. 11. *Microlepia strigosa.* Section transversale du rhizome : *c*, cylindre central tubuleux entourant la moelle, *m*. Gr. 4.

Fig. 12. *Adiantum trapeziforme.* Tube libéroligneux de la tige isolé. *f* base d'un faisceau foliaire ; *i*, trace de l'insertion d'un faisceau foliaire ; *r*, *r*, faisceaux radicaux. Dès son entrée dans le pétiole le faisceau foliaire se divise en deux lames. Gr. 4.

Fig. 13, 14. *Platycerium Alcicorne.*

Fig. 13. Portion ventrale du squelette libéroligneux développée sur un plan. *r*, *r*, racines. Gr. 6.

Fig. 14. Section transversale du rhizome. *b*, bourgeon latéral ; *f*, base d'une feuille ; *f'*, faisceaux de la feuille suivante disposés en arc dans l'écorce du rhizome ; *r*, *r*, racines. Gr. 4.

Fig. 15. *Acrostichum coriaceum*. Rhizome vu d'en haut. *f*, feuille ; *g*, bourgeon développé en un rameau court ; *g'*, bourgeons restés rudimentaires ; *r*, racines ventrales. Gr. nat.

Fig. 16, 17. *Polypodium vulgare*.

Fig. 16. Squelette libéroligneux de la face ventrale du rhizome ; *r*, racines ; *d*, faisceau dorsal médian. Gr. 3.

Fig. 17. Coupe transversale du rhizome ; *d*, faisceau dorsal médian plus volumineux que les autres ; *r*, racine sortant perpendiculairement du rhizome ; *r'*, section d'une racine dont l'insertion superficielle ne correspond pas à l'insertion profonde. Gr. 3.

Fig. 18, 19. *Davallia canariensis*.

Fig. 18. Portion d'un rameau très volumineux, à base, *b*, fort étroite ; f^1, moignon pétiolaire de la première feuille ; f^2, deuxième feuille avortée ; f^3, f^4, f^5, moignons infrapétiolaires des feuilles suivantes qui s'étaient développées normalement ; *c*, bord cathodique ou postérieur ; *a*, bord anodique ou antérieur de la quatrième feuille ; *g*, surface d'insertion d'un rameau semblable à celui que nous décrivons ; *r*, *r*, racines localisées sous la base des rameaux. Gr. nat.

Fig. 19. Section transversale du rhizome. *d*, faisceau dorsal ; *v*, faisceau ventral ; *gi*, faisceau gemmaire inférieur ; *gs*, faisceau gemmaire supérieur ; *f*, faisceaux foliaires. Gr. 2.

Fig. 20, 21. *Davallia Mariesii*.

Fig. 20. Section légèrement oblique d'un rhizome : *d*, faisceau dorsal ; *v*, faisceau ventral ; *gi*, faisceau gemmaire émettant une racine, *r*. Gr. 3

Fig. 21. Squelette libéroligneux du rhizome. Le réseau latéral, du côté gauche, a été déployé après section des fascicules transverses, *x*, qui reliaient le faisceau ventral, *v*, au réseau latéral de droite. *a* et *c*, faisceaux pétiolaires antérieurs (anodique et cathodique) ; *i*, faisceau pétiolaire dorsal ; *f*, faisceau caulinaire continuant inférieurement le faisceau pétiolaire anodique ; *gs*, faisceau gemmaire supérieur ; *gi*, faisceau gemmaire inférieur donnant insertion aux racines, *r* ; *b*, anastomose entre le gemmaire supérieur et le foliaire anodique. Gr. 6.

Fig. 22, 23, 24. *Davallia Mooreana*.

Fig. 22. Squelette libéroligneux caulinaire. *f*, *f'*, faisceaux foliaires ; *g*, faisceau gemmaire ; *d*, faisceau caulinaire dorsal ; *r*, *r*, faisceaux radicaux. Gr. 10.

Fig. 23. Coupe transversale du rhizome immédiatement au-dessus ou au dessous de l'insertion des faisceaux foliaires. *d*, faisceau dorsal ; *v*, gouttière ventrale ; *r*, *r*, faisceaux radicaux épars dans l'écorce. Gr. 5.

Fig. 24. Coupe transversale du rhizome passant par la base d'un rameau ; *r*, racines de la tige mère ; *g*, faisceau gemmaire ; *r'*, racines du rameau. Gr. 5.

Fig. 25. *Adiantum macrophyllum.* Squelette fasciculaire du rhizome. *f*, faisceaux pétiolaires ; *r*, faisceaux radicaux ventraux , *r'*, faisceaux radicaux dorsaux ; *b*, branche oblique reliant le faisceau dorsal, *d*, à la gouttière ventrale, *v*. Gr. 10.

Fig. 26. *Adiantum peruvianum.* Squelette du rhizome. Les lettres ont la même signification que dans la figure précédente. Gr. 5.

Fig. 27, 28. *Olfersia cervina.*

Fig. 27. Squelette libéroligneux étalé, vu par sa face externe. *c*, faisceaux caulinaires limitant des mailles correspondant aux feuilles et portant seuls les racines *r*. Les faisceaux foliaires, *f*, ont été coupés, avant leur sortie de la tige, pour éviter leur superposition dans le dessin. Gr. 5.

Fig. 28. Section transversale du rhizome. *c*, faisceaux caulinaires ; *f*, faisceaux foliaires ; *g*, faisceau gemmaire. Gr. 5.

PLANCHE 2

Fig. 1. *Adiantum Capillus-Veneris.* Une maille du squelette libéroligneux montrant six faisceaux radicaux, *r*, insérés sur les faisceaux caulinaires, *c*, qui la délimitent ; *f*, faisceaux foliaires. Gr. 4.

Fig. 2. *Onoclea sensibilis.* Maille du réseau caulinaire. Même disposition des organes que dans la figure précédente. Gr. nat.

Fig. 3. *Phegopteris polypodioides* Fée. Portion d'un rhizome à entre-nœuds courts avec racines, *r*, *r'*, *r''* *r'''*, correspondant aux feuilles *f*, *f'*, *f''*, *f'''*. Gr. nat.

Fig. 4, 5. *Nephrodium violascens.*

Fig. 4. Portion d'un rhizome horizontal dont les pétioles, *p*, sont courbés à leur base de manière à dresser les feuilles verticalement dans l'air ; les racines nées au côté supérieur du rhizome contournent ses flancs pour gagner le sol. Gr. nat.

Fig 5. Le même rhizome, après ablation des racines et des tronçons pétiolaires, montre la disposition spiralée de ces derniers. Gr. nat.

Fig. 6. *Allosorus crispus.* Squelette fasciculaire du rhizome ascendant. *f*, faisceaux foliaires à section réniforme ; *r*, faisceaux radicaux épars, légèrement réfractés et renflés à la base. Gr. 4.

Fig. 7. *Pteris longifolia.* Squelette formé par de larges lames libéroligneuses. *i*, insertion du faisceau foliaire à section hippocrépimorphe (en fer à cheval) ; *c*, console ou coussinet infrapétiolaire ne portant jamais de racines ; *f*, base d'un faisceau foliaire ; les faisceaux radicaux, *r*, voisins de la console pétioliaire, ont un trajet intracortical plus long que ceux, *r''*, qui sont insérés sur les autres parties du tube fasciculaire. Gr. 4.

Fig. 8. *Aneimia fraxinifolia.* Portion du squelette fasciculaire. *f*, faisceau foliaire, en forme de gouttière peu profonde, occupant le fond de la maille ; *r*, faisceaux radicaux réfractés, insérés en séries lon-

gitudinales au milieu de la face externe des bandes qui séparent les mailles latéralement. Gr. 5.

Fig. 9, 10. *Phegopteris calcarea (Polypodium calcareum).*

Fig. 9. Rhizome bifurqué. La racine, *r*, émise par la tige-mère correspond à la feuille, *f*, insérée sur la branche, *b*. Gr. 2.

Fig. 10. Squelette d'nn rhizome bifurqué, montrant la base de la maille qui porte les faisceaux foliaires, *f*; ceux-ci, nés sur la tige-mère, se rendent dans la première feuille de la branche, *b*; *r*, racine correspondant à cette feuille. Gr. 4.

Fig. 11. *Meniscium simplex*. Squelette développé sur une surface plane. *r*, faisceau radical médian inséré sous la base d'une maille ; *f*, *f'* faisceaux foliaires attachés sur les côtés d'une maille antérieure dont la moitié supérieure seule est représentée ; *f''*, *f''*, faisceaux foliaires d'une maille postérieure limitée par les faisceaux caulinaires *c* et *c'*. Gr. 4.

Fig. 12-16. *Athyrium filix-femina.*

Fig. 12. Mailles d'une tige à entre-nœuds de longueur moyenne. *f*, faisceau foliaire médian à section réniforme avant son entrée dans la base du pétiole ; *r*, racine médiane indépendante du faisceau foliaire. Gr. 4.

Fig. 13. Maille d'un rhizome à entre-nœuds très courts. Le faisceau radical, *r*, adhère au pétiolaire, *f*. Gr. 4.

Fig. 14. Mailles d'un rhizome plus grêle que les précédents, à entre-nœuds plus longs. Le faisceau radical, *r*, qui s'élève obliquement dans l'écorce de la tige, avant de se réfracter dans la racine, est inséré sur le faisceau caulinaire, *c*, à une grande distance du faisceau pétiolaire correspondant ; *f'*, faisceau pétiolaire bifurqué après son entrée dans le pétiole. Gr. 4.

Fig. 15. Section transversale d'un rhizome à feuilles très rapprochées, analogue à celui dont une maille est représentée dans la fig. 13. Gr. 4.

Fig. 16. Section longitudinale d'un rhizome à entre-nœuds longs, montrant que le faisceau radical, *r*, inséré sur le faisceau caulinaire, *c*, est exactement dans le plan médian du faisceau foliaire, *f*. Gr. 10.

Fig. 17. *Ceterach officinarum*. Plusieurs mailles du réseau caulinaire. Les faisceaux pétiolaires, *f*, insérés au fond de la maille, sont accolés, mais généralement distincts à leur base ; le faisceau radical médian, *r*, n'est jamais concrescent avec les faisceaux pétiolaires. Gr. 5.

Fig. 18. *Asplenum Trichomanes*. La disposition est la même que dans l'espèce précédente, mais les deux faisceaux foliaires sont fusionnés dès leur départ de la tige. Gr. 5.

Fig. 19. *Asplenum Bellangerii*. Diffère des précédents par la position latérale des deux faisceaux pétiolaires, *f*. La racine, *r*, est médiane. Gr. 4.

Fig. 20. *Asplenum Adiantum-nigrum*. Une maille du réseau caulinaire. *r*, faisceau radical médian ; *f*, pétiolaires latéraux. Gr. 5.

Fig. 21. *Blechnum Spicant*. *r*, faisceau radical médian ; *f*, faisceaux foliaires latéraux, mais très rapprochés de la base de la maille. Gr. 4.

Fig. 22. *Blechnum occidentale*. Les faisceaux foliaires, *f*, insérés vers le milieu de la maille, émettent chacun une branche dorsale, *d*, avant de pénétrer dans le pétiole ; *r*, faisceau radical médian. Gr. 5.

Fig. 23, 24. *Cœnopteris fœniculacea*.

Fig. 23. Deux mailles du squelette fasciculaire. Le faisceau radical, *r*, est médian dans la maille supérieure ; il est inséré sur le côté gauche dans la maille inférieure ; *r'*, faisceau homologue de *r*, mais appartenant à une maille différente. Gr. nat.

Fig. 24. Une maille montrant la position symétrique de *r* et *f*, de *r'* et *f'* ; mais *r'* est inséré sur le bord d'une autre maille au-dessous du foliaire, *f''*, qui est l'homologue de *f'*. Gr. nat.

Fig. 25. *Cystopteris alpina*. Partie inférieure d'une maille limitée par les faisceaux caulinaires, *c*, et portant à sa base un faisceau radical, *r*. Gr. 4.

Fig. 26. *Cystopteris fragilis*. Une maille du réseau caulinaire. *r*, racine médiane existant à la base de toutes les mailles ; *r'*, racine latérale manquant dans certaines mailles. Gr. 8.

Fig. 27, 28. *Aspidium rigidum*.

Fig. 27. Plusieurs mailles du squelette libéroligneux montrant le départ des deux faisceaux foliaires latéraux, *f* et *f'*, qui émettent plusieurs faisceaux dorsaux grêles à leur entrée dans le pétiole ; *r*, racine médiane ; *r'*, racine latérale. Dans la maille inférieure la racine médiane basilaire, *r*, existe seule. Gr. 8.

Fig. 28. Maille asymétrique schématisée. *a*, *a'*, côtés parallèles courts ; *b*, *b'*, côtés parallèles longs ; *f*, *f'*, faisceaux pétiolaires ; *r*, racine basilaire médiane ; *r'*, racine latérale correspondant au faisceau *f'*.

Fig. 29, 30. *Cyrtomium (Aspidium) falcatum*.

Fig. 29. Une maille asymétrique montrant les racines insérées sur les faisceaux caulinaires qui s'élèvent de droite à gauche, dans le sens des spires secondaires les plus relevées. *f*, foliaires latéraux émettant chacun une branche dorsale ; *d*, faisceau foliaire dorsal médian simple ; *r*, faisceaux radicaux. Gr. 5.

Fig. 30. Une maille symétrique. *f*, faisceaux foliaires latéraux simples ; *d*, faisceau foliaire dorsal médian bifurqué ; *r*, deux racines médianes superposées ; *r'*, *r'*, racines latérales disposées symétriquement. Gr. 5.

PLANCHE 3.

Fig. 1. *Nephrodium violascens* Sw. Squelette isolé du rhizome représenté sur la planche 2, fig. 4 et 5. Le réseau fasciculaire cylindrique a été fendu longitudinalement et déployé sur une surface plane pour montrer la régularité des mailles et la constance du nombre des racines correspondant à chaque feuille. *f*, faisceaux foliaires, *r*, faisceaux radicaux. Gr. nat.

Fig. 2-6. *Aspidium Filix-mas*.

Fig 2. Une maille circonscrite par les faisceaux caulinaires *c* ; F, faisceaux foliaires supérieurs ; *f'*, faisceaux foliaires latéro-dorsaux ; *f*, fais-

ceau dorsal médian; x, faisceau foliaire surnuméraire; r, racine médiane; r', racines latérales. Gr. 8.

Fig. 3. Bord droit d'une maille montrant l'indépendance des faisceaux radicaux et du faisceau surnuméraire x. Mêmes lettres que dans la figure précédente. Gr 4.

Fig. 4-6. Sections transversales d'un même coussinet pétiolaire indiquant la situation des faisceaux radicaux latéraux r, à différents niveaux, depuis leur insertion jusqu'à leur sortie de la tige. Gr. 4.

Fig. 7, 8. *Didymochlœna truncatula.*

Fig. 7. Section transversale de la tige. c, faisceaux caulinaires; F, faisceaux foliaires principaux ou supérieurs; f, faisceaux foliaires latéraux; d, faisceaux foliaire dorsal; r, racine médiane; r', racines latérales. Gr. 4.

Fig. 8. Une maille foliaire isolée. Les lettres ont la même signification que la figure précédente.

Fig. 9, 10. *Woodwardia radicans.*

Fig. 9. Portion du squelette libéroligneux. F, faisceaux foliaires supérieurs, émettant des branches dorsales grêles, d; f, faisceaux foliaires latéro-dorsaux, opposés à autant de faisceaux radicaux r. Gr. nat.

Fig. 10. Section d'un coussinet sous-pétiolaire pratiquée perpendiculairement à la direction obliquement ascendante des faisceaux radicaux r, r', qui sont beaucoup plus volumineux que les faisceaux foliaires f, f', auxquels ils sont opposés. r correspond à f, r' à f' Gr. nat.

Fig. 11-13. *Diplazium celtidifolium.*

Fig. 11. Portion d'un squelette libéroligneux caulinaire. f, faisceaux foliaires lamellaires; r, racines insérées sur le bord inférieur des mailles; rm, racine médiane; rl, racine latérale. Gr. nat.

Fig. 12. Mailles portant, l'une, un faisceau foliaire dorsal médian d, issu directement du fond de la maille, l'autre, un faisceau foliaire dorsal, d', issu du faisceau foliaire latéral f, situé du même côté. Gr. nat.

Fig. 13. Section transversale de la tige. c, faisceaux caulinaires; f, faisceaux foliaires; r, faisceaux radicaux; d, faisceaux foliaires dorsaux. Gr. nat.

Fig. 14. *Anisogonium seramporense.* a, bande libéroligneuse transversale reliant les bords antérieurs des deux faisceaux foliaires f; r, fais ceaux radicaux.

Fig. 15. *Asplenum Nidus.* Une maille du squelette libéroligneux. Gr. nat.

Fig. 16-18. *Adiantum gracillimum.*

Fig. 16. Squelette fasciculaire isolé; f, faisceaux foliaires; r, faisceaux radicaux mastoïdes; c, faisceaux caulinaires. Gr. 5.

Fig. 17, 18. Sections transversales du rhizome montrant l'appareil conducteur, c, peu développé entouré d'un péricycle, p, très épais; r, racine. Gr. 8.

Fig. 19. *Adiantum neo-guineense.* Portion du squelette caulinaire comprenant le sommet d'une maille et la base de deux mailles situées au-dessus. f, faisceaux foliaires; r, faisceaux radicaux à base très

élargie; *b*, système libéroligneux du rameau sous-pétiolaire. Ce système, inséré sur le bord inférieur de la maille, est ouvert en gouttière à la base et fermé en tube à son entrée dans le rameau.

Fig. 20. *Pteris cretica albo-lineata.* Portion du squelette isolé. *r*, racine médiane qui peut manquer; *r'*, racines latérales; *f*, faisceaux foliaires lamelliformes. Gr. 5.

Fig. 21. *Pteris argyrœa.* Squelette isolé montrant la localisation des faisceaux radicaux, *r*, sur le coussinet sous-pétiolaire, *c*; *f*, faisceaux foliaires en fer à cheval.

Fig. 22, 23. *Gymnogramme chrysophylla.*

Fig. 22. Portion de squelette isolé. *f*, faisceau foliaire en gouttière; *f'*, faisceau foliaire divisé en deux lames latérales. En *i*, on voit la forme de l'ouverture foliaire et la surface d'insertion du faisceau foliaire correspondant; *r*, faisceaux radicaux portés sur une saillie nettement délimitée du tube libéroligneux. Gr. 8.

Fig. 23. Disposition anormale, très rare, de plusieurs faisceaux radicaux *r'*, au-dessous du groupe sous-pétiolaire normal, *r*. Gr. 8.

PLANCHE 4.

Fig. 1, 2. *Balantium squarrosum.*

Fig. 1. Portion d'une tige jeune dépouillée de son revêtement pileux. *p*, pétioles coupés à leur insertion; *p'*, plaie produite par l'arrachement d'un pétiole; *c*, coussinet pétiolaire; *r*, racines disposées en séries longitudinales. Gr. nat.

Fig. 2. Système libéroligneux mis à nu. *f*, faisceaux foliaires supérieurs émettant des branches dorsales, *f'*; *d*, foliaires dorsaux; *c*, coussinet pétiolaire; *r*, faisceaux radicaux. Gr. nat.

Fig. 3. 4. *Alsophila australis.* Portions du squelette libéroligneux dépouillé de ses tissus engaînants. Gr. nat.

Fig. 3. Ouverture foliaire. *t*, portion du tube libéroligneux principal; *b*, *b'*, lobe inférieur portant, sur son bord postérieur ou externe (*b*), les faisceaux périphériques de l'arc inférieur (*ai*), et sur son bord antérieur ou interne (*b'*), les faisceaux formant la série rentrante des extrémités de cet arc. — Ceux-ci manquent dans la préparation que cette figure représente; ils apparaissent dans les feuilles qui se forment lorsque la tige est puissamment développée. — *l*, *l'*, lobe supérieur portant, sur sa partie supérieure (*l*), les faisceaux périphériques de l'arc supérieur (*as*), et sur sa partie inférieure infléchie (*l'*), la série rentrante latérale de cet arc.

Fig. 4. Coussinet surmonté par une cicatrice foliaire, vu de face. *t*, portion du système principal; *l*, lame sclérenchymateuse cicatricielle; *ai*, faisceaux du coussinet formant l'arc inférieur; *ri*, faisceau commençant la série rentrante de cet arc; *as*, faisceaux périphériques de l'arc supérieur; *rs*, séries rentrantes latérales de cet arc; *sm*, séries rentrantes médianes représentées chacune par un seul faisceau. Les racines sont insérées les unes, *r*, sur la face externe du lobe inférieur de l'ouverture foliaire, les autres, *r'*, sur les faisceaux émanés de ce lobe. Gr. nat.

Fig. 5. *Alsophila Moorei*. Portion du squelette libéroligneux revêtu de sa gaîne prosenchymateuse brune, trouée de boutonnières, *r*, livrant passage aux faisceaux radicaux. Gr. nat.

Fig. 6, 7. *Cyathea medullaris*. Portions du système fasciculaire entouré par les gaînes prosenchymateuses. Gr. nat.

Fig. 6 Coussinet foliaire vu de profil par son côté externe. *t*, partie principale du squelette ; *b*, lame cicatricielle ; *ai*, faisceaux périphériques de l'arc inférieur ; *f*, faisceau extrême de l'arc supérieur ; *r*, boutonnières de la gaîne prosenchymateuse donnant passage aux faisceaux radicaux. En haut, à gauche, on voit la base d'un coussinet foliaire, *c*, dont les faisceaux sont anastomosés à ce niveau. Gr. nat.

Fig. 7. Organisation intérieure d'un coussinet fendu suivant le plan médian et vu de profil. *t*, partie principale du tube libéroligneux ; *g*, gaîne prosenchymateuse brune ; *b*, lame libéroligneuse ; *l*, lame cicatricielle ; *ai*, faisceaux périphériques de l'arc inférieur portant les racines, *r* ; *rs*, faisceaux de la série rentrante latérale supérieure ; *sm*, faisceaux de la série rentrante médiane de l'arc supérieur ; *n*, faisceau moyen périphérique de cet arc ; *m*, faisceaux intramédullaires, en connexion avec les bords de l'ouverture foliaire ; *m'*, intramédullaire se prolongeant directement dans le pétiole où il forme le faisceau le plus bas placé de la série rentrante latérale supérieure. Gr. nat.

Fig. 8-12. *Alsophila eriocarpa*. Dans les figures 8, 9 et 10, les faisceaux sont dépouillés de leurs gaînes prosenchymateuses brunes ; dans les fig. 11 et 12, ils en sont revêtus.

Fig. 8. Réseau intracortical au-dessus d'une cicatrice foliaire, vu par sa face externe. L'arc supérieur de la cicatrice est partiellement représenté ; le faisceau intracortical *e* est en connexion avec le faisceau foliaire moyen périphérique *n* ; *e'* se rattache au foliaire *s* ; *r*, racines portées sur les faisceaux corticaux externes. Gr. nat.

Fig. 9. Les deux tiers inférieurs d'une ouverture foliaire, vue par sa face interne. *t*, lame du tube principal ; *c*, faisceaux intracorticaux ; *f*, faisceaux émanés des bords de l'ouverture foliaire et anastomosés à des hauteurs variables avec les intracorticaux ; *c'*, faisceaux intracorticaux situés de part et d'autre de l'ouverture foliaire et contribuant à former les plexus latéraux, *p*, *p*, représentés dans la figure suivante. Gr. nat.

Fig. 10. Réseau intracortical en regard de la partie supérieure d'une ouverture foliaire, vu par son côté interne. *l*, lame cicatricielle ; *p*, *p*, plexus latéraux formés principalement par les intracorticaux qui longent de chaque côté l'ouverture foliaire ; le plexus *p*, à gauche, reçoit un intramédullaire *i* ; *m*, plexus médian formé par des faisceaux, *m'*, venus de la moelle ; *ai*, faisceau périphérique le plus élevé de l'arc inférieur ; *as*, faisceau périphérique extrême de l'arc supérieur ; *rs*, faisceau commençant la série rentrante latérale supérieure ; *sm*, faisceau de la série rentrante médiane. Gr. nat.

Fig. 11. Distribution des faisceaux intramédullaires dans une moitié de l'ouverture foliaire. *t*, partie principale tubuleuse du système libéro-ligneux, dont la section, au-dessus du sommet de l'ouverture, montre la gaîne prosenchymateuse *g*, entourant la lame libéroligneuse *b*; *l*, lame cicatricielle; *c*, faisceaux intracorticaux dus à la prolongation des intramédullaires *m*; *c'*, faisceaux intracortical inséré sur un faisceau périphérique de l'arc supérieur: *n*, faisceau moyen périphérique de cet arc; *sm*, série rentrante médiane, dont les deux faisceaux inférieurs, *m'*, *m'*, proviennent directement de la moelle; *m''*, intramédullaires reliés au bord de l'ouverture foliaire et aboutissant au-dessous des faisceaux qui forment la série rentrante de l'arc supérieur; *r*, racines insérées sur le réseau cortical externe; *r'*, racines émanées des faisceaux, *ai*, qui forment l'arc inférieur de la cicatrice folaire. Gr. nat.

Fig. 12. Les mêmes parties sont désignées par les mêmes lettres que dans la figure précédente. *rs*, faisceau inférieur de la série rentrante latérale supérieure provenant directement de la moelle. Gr. nat.

Fig. 13, 14. *Blechnum brasiliense.*

Fig. 13. Une maille du réseau fasciculaire. *c*, faisceaux caulinaires; *f*, faisceaux foliaires supérieurs; *f'*, foliaires moyens issus du bord dorsal des précédents; *f''*, foliaires inférieurs; R, tronc radicifère; *r*, *r'*, faisceaux radicaux. Gr. 4.

Fig. 14. Une maille du réseau fasciculaire. Le tronc radicifère, R, émet sa première branche, *r*, très près de son insertion sur le fond de la maille. Gr. nat.

Fig. 15, 16. *Scolopendrium officinale.*

Fig. 15. Tronçon d'un rhizome de grosseur moyenne. *p*, basé persistante du pétiole; *f*, faisceaux foliaires; *r*, groupes de racines. Gr. 4.

Fig. 16. Une maille d'un rhizome volumineux. *c*, faisceaux caulinaires; *f*, faisceaux pétiolaires; R, tronc radicifère; *r*, racines. Gr. 10.

Fig. 17-19. *Asplenum Serra.*

Fig. 17. Portion de rhizome grossie. *p*, base persistante des pétioles; *f*, faisceaux foliaires; *r*, plages radicifères; *g*, base d'un rameau. Gr. 4.

Fig. 18. Section longitudinale passant par l'insertion d'un rameau indépendant, *g*; R, tronc radicifère; *r*, racines. Gr. 8.

Fig. 19. Squelette libéroligneux. *c*, faisceaux caulinaires; *f*, faisceaux foliaires; R, gros tronc radicifère correspondant à une feuille non accompagnée d'un rameau; R', tronc radicifère grêle en connexion avec le système gemmaire, *g*; *r*, racines portées par le tronc radicifère; *r'*, racines insérées sur le tube gemmaire. Gr. 4.

PLANCHE 5

Fig. 1-3. *Osmunda regalis.*

Fig. 1. Schéma de la course des faisceaux *ligneux* parcourant un cycle composé de treize feuilles. A droite on voit une maille complète comprise entre les feuilles 1, 6, 9 et 14.

Fig. 2. Squelette *ligneux* dessiné d'après nature. *f*, faisceau foliaire ; *r* et *r'*, faisceaux radicaux ; *a*, maille anomale due à la disjonction des deux faisceaux soudés au-dessous d'elle. Gr. 5.

Fig. 3. Section longitudinale axile du sommet de la tige. *c*, faisceaux caulinaires; *f*, faisceaux foliaires; *f'*, feuilles très jeunes; *r*, racine descendant obliquement dans l'écorce ; *r'*, *r''*, sections de racines montrant que ces organes ne cheminent pas dans un même plan vertical à travers l'écorce de la tige. Gr. 4.

Fig. 4, 5. *Ceratopteris thalictroides.*

Fig. 4. Section transversale d'un pétiole à un centimètre de son insertion; *r*, racines du côté inférieur ou dorsal plus grosses que les racines, *r'*, insérées sur le côté supérieur ou ventral. Gr. 4.

Fig. 5. Squelette libéroligneux de la tige et de la base des pétioles. *c*, faisceaux caulinaires; *f*, faisceaux foliaires ; *r*, *r'*, faisceaux radicaux. Gr. 2.

Fig. 6, 7. *Aneimia fraxinifolia.*

Fig. 6. Section sécantielle de l'écorce de la tige, pratiquée suivant le plan transversal d'une feuille jeune ; cette section tranche longitudinalement une partie du faisceau foliaire *f*, et transversalement huit racines disposées sur deux rangées longitudinales. Gr. 4.

Fig. 7. Section longitudinale axile d'une tige. *c*, faisceaux caulinaires. Les autres lettres ont la même signification que dans la figure précédeute. Gr. 4.

Fig. 8. *Nephrolepis davallioides.* S, stolon principal surmonté d'un axe feuillé portant des stolons sous-foliaires *s*, des stolons latéro-foliaires *s'*, des stolons *s''*, sans rapport de position avec une feuille et *trois racines*, dont l'une, *r'*, est située sous un stolon. Gr. 2.

Fig. 9. *Nephrolepis exaltata.* S, stolon principal se continuant par une région un peu renflée qui a porté quatre feuilles *p*, *p'*, et qui est surmontée d'une région grêle stoloniforme S', donnant naissance à une épaisse tige feuillée dont la base seule est représentée. *s*, stolons sous-foliaires; *r*, racines. Gr. nat.

Fig. 10-13. *Nephrolepis Pluma.*

Fig. 10. Stolon principal, surmonté d'un axe feuillé. *p*, pétioles; *s*, stolons primaires sous-foliaires ; *s'*, stolons latéro-foliaires ; *r*, racines. Gr. 4.

Fig. 11. Portion antérieure du squelette fasciculaire. *s*, cylindres centraux de stolons primaires ; *r*, cylindres centraux de racines; *f*, faisceaux pétiolaires ; *c*, faisceaux caulinaires unis en longues mailles. Gr. 4.

Fig. 12. Tubercule lobé dû au renflement de l'une des deux branches, *s*, d'un stolon principal S, bifurqué, dont l'autre branche, *s*, est restée grêle. Gr. nat.

Fig. 13. Tubercule simple provenant du renflement de l'extrémité d'un stolon principal ou primaire S; *s*, rameaux de ce stolon ou stolons secondaires; *r*, racines de la base du tubercule qui porte également de nombreuses racines très grêles. Gr. nat.

Fig. 14-16. *Nephrolepis tuberosa.*

Fig. 14. Tige principale émettant un stolon sous-foliaire *s*, dont l'extrémité s'est renflée en un tubercule sphérique ; *p*, pétioles ; *s'* stolons latéro-foliaires ; *r*, racines. Gr. nat.

Fig. 15. Section transversale d'un semblable tuberculo montrant quinze fascicules libéroligneux disposés suivant une circonférence. Gr. 2.

Fig. 16. Squelette fasciculaire réticulé formé par la division du cylindre central du stolon en plusieurs branches, qui se ramifient et s'anastomosent dans le tubercule, puis se réunissent de nouveau en un seul cordon axile dans le mamelon apical, *s*, qui se termine par une cellulemère tétraedrique. Gr. 2.

Fig. 17-20. *Nephrolepis Duffii*. Coupes montrant la division du cylindre central d'un stolon bifurqué et l'émission d'une racine *r*, au même niveau. Gr. 10.

Fig. 21-31. *Anisogonium seramporense*.

Fig. 21-23. Bourgeons nés par transformation de l'extrémité de trois racines R. *r*, radicelles insérées obliquement sur la racine-mère ; *r'*, racines nées sur le bourgeon ; *b*, bourrelet circulaire traçant la limite entre la racine et le bourgeon. Le plus développé de ces bourgeons portait cinq feuilles, encore circinées, le plus jeune en avait trois et l'autre quatre. Gr. nat.

Fig. 24. Squelette fasciculaire représenté dans deux positions inverses. Fortement grossi. On n'aperçoit à sa surface aucune trace de la limite des deux organes superposés. R, cylindre central de la racine-mère, émettant des cylindres centraux de radicelles, *r*, dirigés obliquement en avant ; *r'*, cylindres centraux des racines du bourgeon réfractées vers la base de celui-ci ; *f*, faisceaux pétiolaires. Gr. 8.

Fig. 25-31. Sections transversales successives du système libéroligneux *p*, péricycle ; *x*, bois primordial ou protoxylème ; X, bois différencié plus tardivement ou métaxylème.

Fig. 25, Section de la racine ; fig. 26-28, sections dans la base du bourgeon ; fig. 29, section au niveau où le corps vasculaire est devenu tubuleux par l'apparition d'un îlot central irrégulier de tissu conjonctif *c*. Il émet trois racines au côté inférieur ; fig. 30, disposition du bois en forme de gouttière ou de fer à cheval ; fig. 31, montrant le fond de la gouttière épaissi par le développement de nombreux vaisseaux scalariformes. Les bords de la gouttière s'apprêtent à émettre les deux faisceaux foliaires, *f*, dont l'un, celui de gauche, est déjà presque libre. Gr. 10.



DEUXIÈME THÈSE

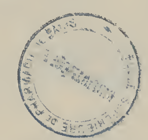
PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Des Tuniciers.

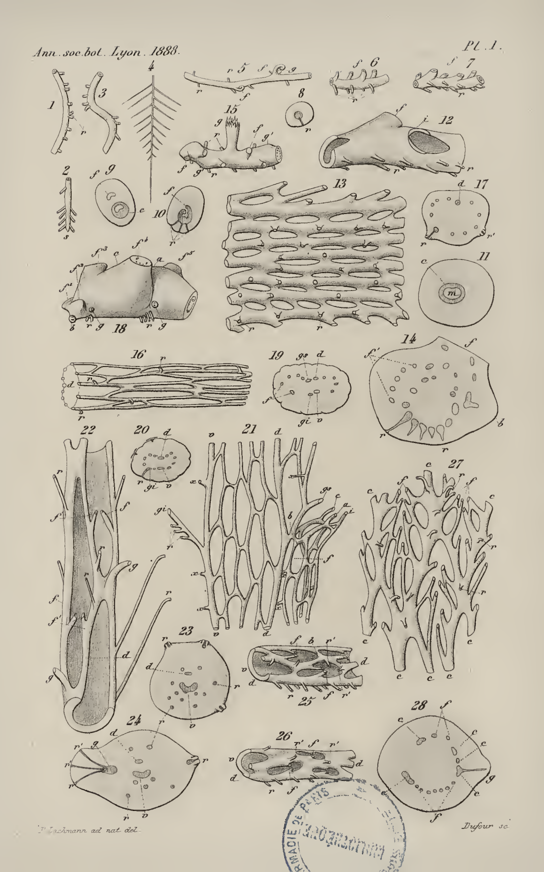
GÉOLOGIE. — De l'Infra-lias en France.

Vu et approuvé, Paris, le 26 novembre 1888.
Le Doyen de la Faculté des sciences,
HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 26 novembre 1888.
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.



Lyon, Association typographique, rue de la Barre. 12. — F. PLAN, directeur.



P. Lachmann ad nat. del. Dufour sc.



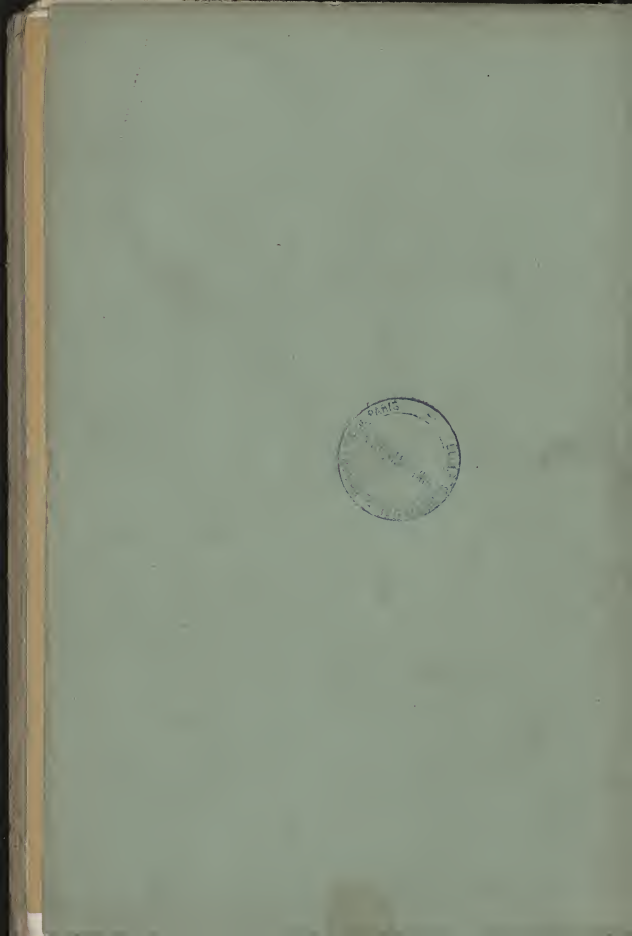
F. Lachmann ad nat. del.

Dufour sc.








PARIS